CHARAKTERISTIKA DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK VON NACHTAFFEN (Aotus trivirgatus, HUMBOLDT 1811)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
ANGELIKA THIEMANN-JÄGER
aus München

1986

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543903_0087

CHARAKTERISTIKA DER CIRCADIANEN AKTIVITÄTSPERIODIK VON NACHTAFFEN (Aotus trivirgatus, HUMBOLDT 1811)

Dissertation

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften

der Fakultät für Biologie
der Eberhard-Karls-Universität Tübingen

vorgelegt von
ANGELIKA THIEMANN-JÄGER
aus München

1986

Tag der mündlichen Prüfung:	7. Juli 1986
Dekan:	Professor Dr. R. Hampp
1. Prüfer:	Professor Dr. H. G. Erkert
2. Prüfer:	Professor Dr. R. Apfelbach

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

1. Einleitung.....1
2. Material und Methoden.....5
2.1 Versuchstiere und ihre Haltung.....5
2.2 Versuchsbedingungen und Registriermethoden....7
2.2.1 Versuchsaufbau.....7
2.2.2 Registrierung der lokomotorischen Aktivität...9
2.2.3 Registrierung der Freßaktivität.....9
2.2.4 Körpertemperaturmessung und -registrierung...10
2.3 Rechnerische Auswertung.....11
2.4 Berechnung der Phasenverschiebungen.....11
3. Ergebnisse.....13
3.1 Tagesperiodik im LD 12:12.....13
3.1.1 Tagesgang von lokomotorischer Aktivität und Freßaktivität.....13
3.1.2 Tagesgang der Körpertemperatur.....15
3.2 Periodik unter konstanten Bedingungen.....18
3.2.1 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf den endogenen Rhythmus.....18
3.2.1.1 Lokomotion.....18
3.2.1.2 Kerntemperatur und Freßverhalten.....22
3.2.2 Einfluß der Versuchsdauer auf die Spontanperiode.....26
3.2.3 "Relative Koordination" und "Splitting".....27
3.3 Phasenresponse der freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik.....30
3.4 Mitnahmebereich des cicadianen Aktivitätsrhythmus.....35
3.5 Einfluß 24-stündiger Beleuchtungszyklen mit unterschiedlichem Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnis.....41
3.6 Einfluß des Niveaus des LD-Zeitgeberzyklus auf die Synchronisation.....46

3.7 Resynchronisationsverhalten im LD 12:12 und LD 8:16 h.....51
4. Diskussion.....57
5. Zusammenfassung.....70
6. Literaturverzeichnis.....72

Häufig verwendete Abkürzungen und Symbole:

LD : Licht-Dunkelwechsel
L : Lichtzeit
D : Dunkelzeit
LL : Dauerlicht bzw. Dauerdunkel
τ : Periodenlänge der biologischen Schwingung
$\Delta \varphi$: Phasenverschiebung der biologischen Schwingung
$\Delta \Phi$: Verschiebung der Zeitgeberperiodik
KT : Körpertemperatur
PRC : Phasenresponsekurve
CET : Mitteleuropäische Zeit

1. EINLEITUNG

Die neotropischen Nachtaffen der Gattung Aotus nehmen unter den Primaten insofern eine gewisse Sonderstellung ein, als sie die einzigen dunkelaktiven Simiae sind. Allerdings hängt die Entwicklung lokomotorischer Aktivität bei Aotus sehr stark von den nächtlichen Beleuchtungsbedingungen ab. Die Aktivitätszeit der Tiere beschränkt sich bei Neumond weitgehend auf die Zeiten der Abend- und Morgendämmerung. Sie dehnt sich dann mit zunehmendem Mond parallel zur helleren Phase der Nacht aus und erstreckt sich bei Vollmond schließlich über die gesamte Nachtzeit (ERKERT 1974). Mit diesem Verhalten korrespondiert ein im Laborversuch nachgewiesenes Aktivitätsoptimum im Bereich der Vollmondhelligkeit von 0,1 - 0,5 Lux (ERKERT 1976 a). Die bei Vollmond beobachtete zeitliche Verlagerung der Aktivität von der Nacht in die beiden Dämmerungszeiten dürfte es den sich wohl primär optisch orientierenden Tieren ermöglichen, trotz starker Aktivitätshemmung durch die geringe Nachthimmelhelligkeit auch unter diesen Bedingungen noch genügend Nahrung aufnehmen zu können. Auf Grund solcher Befunde stellt sich die Frage, ob Aotus trivirgatus wirklich eine echte dunkelaktive Primatenart ist, die sich - wie vielfach angenommen - aus nachtaktiven Prosimiae entwickelt hat, oder ob er aus ursprünglich lichtaktiven Simiae hervorgegangen sein könnte, die dann im Laufe der Evolution in die ökologische Nische der Nacht zurückgedrängt wurden.

Der Ursprung der rezenten Neuwelt-Affen wird heute in einer palaeozänen oder eozänen Primatengruppe gesehen, die zu Beginn des Tertiärs nach Südamerika kamen. Unklar ist dabei allerdings nach wie vor, ob es sich bei dieser Stammgruppe der Ceboidea um nordamerikanische Omomyiden handelte, oder ob Platyrrini und Catarrhini von einer gemeinsamen altweltlichen Gruppe abzuleiten sind (THENIUS 1979). Auch durch neuere biochemische Methoden, wie etwa dem Vergleich

der Aminosäuresequenzen verschiedener Proteine und immunologische Verwandschaftsbestimmungen lassen sich die Abstammungs- und Verwandschaftsverhältnisse der Aotinae bisher noch nicht klären (BABA et al. 1982). Allerdings weisen bei Aotus das Fehlen eines Greifschwanzes und eines opponierbaren Daumens, sowie die Ausbildung eines typischen Greiffußes und ein geringer Furchungsgrad des Großhirns auf ein unter den Simiae sehr ursprüngliches und den Prosimiae nahe stehendes Entwicklungsniveau hin. Histologische Untersuchungen zeigen, daß die Retina von Aotus nicht nur aus Stäbchen aufgebaut ist, sondern auch Zapfen enthält (HAMASAKI 1967). Dem entsprechend läßt sich bei den Nachtaffen durch Verhaltensexperimente neben einem klaren Purkinjeshift auch ein trichromatisches Farbsehen nachweisen. Seine Leistungsfähigkeit scheint allerdings geringer zu sein als bei den anderen Primaten (JACOBS 1977). Hinsichtlich der Ausprägung der corticalen und sub-corticalen visuellen Strukturen finden FRAHM et al. (1982) und STEPHAN et al. (1984) bei Aotus deutliche Unterschiede gegenüber den lichtaktiven Simiae und gewisse Ähnlichkeiten mit den Verhältnissen bei den dunkelaktiven Prosimiae. Jedoch sind die im Rahmen vergleichender Untersuchungen ermittelten Größenverhältnisse allgemein typisch für dunkelaktive Arten und werden daher eher als Zeichen einer guten Anpaßung an die nächtliche Lebensweise und nicht als Indikator für Verwandschaftsbeziehungen gewertet. Alle diese Ergebnisse reichen aber (noch) nicht aus, um die Genese der nachtaktiven Lebensweise der Aotinae einigermaßen befriedigend erklären zu können.

Einen wichtigen Beitrag zur Klärung dieser Frage könnten auch chronobiologische Untersuchungen leisten. Verschiedene Befunde bei Vertebraten deuten nämlich darauf hin, daß hinsichtlich der Ausprägung, resp. Reaktionsweise des circadianen Timing-Systems, über das der tagesperiodische Verlauf der Aktivität, Körpertemperatur und zahlreicher anderer physiologischer Funktionen gesteuert wird, zwischen licht- und dunkelaktiven Arten charakteristische Unter-

schiede bestehen. So soll z.B. die unter konstanten Bedingungen gezeigte endogene Spontanperiode nach der von ASCHOFF (1960, 1964) formulierten Circadianregel bei lichtaktiven Arten negativ und bei dunkelaktiven Arten positiv mit der Beleuchtungsstärke korreliert sein. Allerdings zeigen manche lichtaktiven Säuger insofern ein anderes Verhalten, als ihre Spontanperiode nicht, kaum oder in anderer Weise von der Beleuchtungsstärke abhängt, wohingegen die Circadianperiodik der bisher untersuchten dunkelaktiven Säugetierarten dieser Regel fast durchwegs folgt (Zus. ASCHOFF 1979).

Auch das Pittendrigh'sche Phasenresponse-Modell der Synchronisation circadianer Rhythmen geht davon aus, daß sich das circadiane System lichtaktiver Arten anders verhält als das dunkelaktiver (PITTENDRIGH 1960, PITTENDRIGH und DAAN 1976 b). Die Synchronisation der von 24 Stunden abweichenden endogenen Periodik durch den als Zeitgeber fungierenden Licht-Dunkel-Wechsel (LD) soll nach dieser Modellvorstellung bei beiden Gruppen zwar nach dem gleichen Grundmechanismus erfolgen: Durch die Beleuchtungsänderungen des LD werden zwei einander entgegengesetzte Phasenverschiebungen der Circadianperiodik ausgelöst, deren Nettobetrag gerade die Zeitdifferenz zwischen der endogenen Spontanperiode und der Zeitgeberperiode kompensiert. Richtung und Ausmaß der jeweiligen Phasenverschiebung hängen dabei von der circadianen Phase ab, zu der die Beleuchtungsänderung erfolgt. Im Konstantversuch lassen sich solche Phasenresponse-Antworten durch kurze Lichtpulse induzieren. Während die dunkelaktiven Arten dabei aber primär auf Lichtpulse, bzw. Beleuchtungsänderungen reagieren, die den Organismus während der Aktivitätszeit treffen, beantworten die lichtaktiven Arten solche Beleuchtungsänderungen fast nur während iher Ruhezeit (MOORE-EDE et al. 1982).

Unterschiede zwischen licht- und dunkelaktiven Arten bestehen schließlich nach ASCHOFF (1978) auch bei der Resynchronisation der Circadianperiodik nach Phasenverschiebun-

gen des LD-Zeitgebers. Lichtaktive Arten sollen hierbei den Zeitgeberverschiebungen schneller folgen als dunkelaktive.

Durch Ermittlung der Reaktionscharakteristika der circadianen Aktivitätsperiodik von Aotus trivirgatus wird nun in der vorliegenden Arbeit geprüft, ob sich das circadiane System dieser Art wie das der meisten anderen dunkelaktiven Säugetiere verhält, oder ob es eher wie das lichtaktiver Arten reagiert. Als Beurteilungskriterien dienen dabei vor allem die Variation der Periodenlänge des unter konstanten Bedingungen freilaufenden circadianen Rhythmus in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke, seine Synchronisierbarkeit durch 24-stündige Beleuchtungszyklen mit extremen Lichtzeit-:Dunkelzeit-Relationen, das Resynchronisationsverhalten nach 8-stündigen Phasenverschiebungen eines LD-Zeitgebers von 12:12 und 8:16 h (10^2:10^{-1} Lux) und die Phasenresponse auf Störlichtpulse. Außerdem wird untersucht, wie der freilaufende und synchronisierte circadiane Aktivitätsrhythmus der Nachtaffen auf Licht-Dunkel-Zyklen reagiert, in denen während der Lichtzeit die für die Aktivitätsentwicklung optimale, während der Dunkelzeit dagegen eine stark aktivitätshemmende niedrigere Beleuchtungsstärke herrscht, und ob sich andere tagesperiodische Funktionen, wie etwa die Freßaktivität und Körpertemperatur der Tiere unter verschiedenen Bedingungen gleich verhalten wie die Aktivitätsperiodik.

2. MATERIAL UND METHODEN

2.1 Versuchstiere und ihre Haltung

Zu Beginn der Untersuchungen standen 11 (3,8) Nachtaffen des Karyomorphs 2 nach DE BOER (1982) bzw. Karyotyps IV und III mit 2n = 52 oder 53 Chromosomen als Versuchstiere zur Verfügung. Diese ursprünglich in Nordkolumbien beheimatete und bisher als Aotus trivirgatus griseimembra bezeichnete Unterart wird neuerdings von HERSHKOVITZ (1983) Aotus lemurinus griseimembra genannt. Die Alters- und Gruppenzusammensetzung, sowie die Herkunft der Tiere sind in Tab. 1 zusammengefaßt.

Von der Gattung Aotus sind bisher mehrere Subspecies, bzw. sogar Arten beschrieben worden (HILL 1960, MA 1983, HERSHKOVITZ 1983). Ihr Verbreitungsgebiet ist das größte aller neotropischen Primatenarten und erstreckt sich über weite Teile Mittel- und Südamerikas, von Panama bis Nordargentinien und von den Anden bis zum Atlantischen Ozean (WRIGHT 1976). Der Hauptlebensraum von Aotus trivirgatus ist der tropische Regenwald, wobei Wälder mit einer großen Zahl an Baumarten und dichtem Kronenbereich bevorzugt werden (RATHBUN und GACHE 1980). Die Affen schlafen tagsüber in Baumhöhlen oder im dichten Blättergewirr und werden in der frühen Abenddämmerung aktiv. Während der Aktivitätsphase halten sie sich in der Baumregion von 6 bis 30 Meter Höhe auf (NAPIER und NAPIER 1967). Gewöhnlich leben die Affen in kleineren Familienverbänden von drei bis fünf Tieren (adultes Paar mit Jungen). Dabei wird das Jüngste zumeist von dem Männchen auf dem Rücken getragen (MOYNIHAN 1964) und kehrt nur noch zum Trinken zur Mutter zurück (DIXSON und FLEMING 1981).

Während der Laborhaltung am Zoophysilogischen Institut der Universität Tübingen erhielten die Affen täglich ad

libitum ein Futtergemisch aus geschnittenen Bananen, Äpfeln, Karotten und Apfelsinen. Diese Grunddiät wurde ausserdem abwechselnd durch Nüsse, Haferflocken, Salat oder Kekse ergänzt. Zudem wurde zwei bis dreimal wöchentlich ein Haferschleimbrei (Alete) verabreicht, dem neben Honig auch Vitaminpräparate (Vigantol, Merck; Provita, Roche) sowie Futterkalk (Vitakalk, Marienfelde) und ein Fellpfle-

Tab. 1:

Zusammensetzung der in zwei Konstanträumen (VR I und VR II) untersuchten Versuchstiere (AoT) bzw. Versuchstiergruppen (AoG). Die 1979, 1980 und 1981 bei AoG 1 und AoG 2 geborenen Jungtiere wurden jeweils kurz nach der Entwöhnungszeit aus den Versuchen genommen und mit Affen anderer Zuchtgruppen (ZG) zusammengesetzt.

	Bezeichnung der Versuchstiere bzw. -gruppen	Geschlecht, Geburtsjahr, Herkunft der Tiere
Versuchsraum I (VR I)	AoG 1	♂ : Wildfang 1971 Zucht-
		♀ : Wildfang 1971 gruppe I
		♀ : ✳ 1978
	AoG 2	♂ : ✳ 1974, Eltern: ZG I
		♀ : ✳ 1974, Eltern: andere ZG
	AoT 3	♀ : ✳ 1975, Eltern: andere ZG
Versuchsraum II (VR II)	AoT 4	♂ : Wildfang 1971
	AoT 5	♀ : ✳ 1975, Eltern: ZG I
	AoG 6	♀ : ✳ 1976, Eltern: andere ZG
		♀ : ✳ 1976, Eltern: ZG 1

gemittel (Murnil, Bayer) beigemengt waren. Zur besseren Deckung des Proteinbedarfs erhielten die Affen außerdem mehrmals wöchentlich Tenebrio-Larven, Wanderheuschrecken oder Primatenpellets (Altromin). Das Trinkwasser wurde täglich erneuert. Zur Vermeidung von Störungen während der Aktivitätsphase erfolgte die Fütterung und Reinigung der Käfige stets zu verschiedenen Zeiten der Lichtphase.

2.2 Versuchsbedingungen und Registriermethoden

2.2.1 Versuchsaufbau

Während der Versuche waren die Versuchsgruppen 1 bis 3 (AoG 1, AoG 2, AoT 3) in einem 6 m x 3,6 m x 2,9 m großen Konstantraum (Versuchsraum I) untergebracht. Die Gruppen lebten in 2,7 m x 1,5 m x 2,5 m mit weißem Kunststoff beschichteten großen Kabinen aus Preßspanplatten. Sichtkontakt zueinander bestand nicht. Die Decke bildeten jeweils zwei Kunststoffplatten, zwischen denen sich ein 80 x 1,5 m großer abnehmbarer, mit stark lichtbrechender Mattscheibenfolie bespannter Holzrahmen befand. Über der Folie waren pro Käfig drei Tageslicht-Leuchtstoffröhren (Osram 40 W/15) zur Herstellung der jeweiligen Beleuchtungsprogramme angebracht. Die in Tab. 2 zusammengestellten D-Beleuchtungsstärken wurden durch Umwickeln der Leuchtstoffröhren mit schwarzem Papier und Neutralgrau-Reduktionsfilterfolien (Göttinger Farbfilter) hergestellt. In der Kabine hatten die Affen neben einem großen Klettergestell einen 45 cm x 30 cm x 45 cm großen Schlafkasten mit 20 cm x 20 cm großem Einstiegsloch an der Vorderseite. Die Temperatur in Versuchsraum I betrug 25 $\pm$ 1°C, die relative Luftfeuchtigkeit 60 $\pm$ 5%.

Für die Versuchsgruppen AoT 4, AoT 5 und AoG 6 stand ein 3 m x 4 m x 2,2 m großer schallisolierter Klimaraum (Versuchsraum II) zur Verfügung. Die Tiere waren dort ohne

Sichtkontakt in 1,3 m x 1,3 m x 1,9 m großen Drahtkäfigen untergebracht. Die Käfige standen frei auf zwei 10 cm x 10 cm dicken Holzbohlen. Zwischen den Seitengittern waren jeweils mehrere Kletteräste gespannt. An der nicht mit Gitter versehenen Rückwand befand sich ein 25 cm x 25 cm x 30 cm großer Schlafkasten. Der Versuchsraum hatte eine Mattglasdecke über der sich die Leuchtstoffröhren für die Beleuchtungsprogramme befanden. Alle Beleuchtungsmessungen wurden mit einem Milliluxmeter (D. B.Lange, Berlin) durchgeführt. Die Raumtemperatur betrug ebenfall 25 $\pm$ 1°C und die relative Luftfeuchtigkeit 60 $\pm$ 5%.

Tab. 2:

Zusammenstellung der den Versuchsgruppen dargebotenen Beleuchtungsstärken

Versuchsgruppe	L (10^2 Lux) x 10^2	D_1 (10^{-1} Lux) x 10^{-1}	D_2 (10^{-3} Lux) x 10^{-3}
AoG 1	2,5	6,5	1,5
AoG 2	2,1	1,5	1,5
AoT 3	2,6	1,3	1,4
AoT 4	2,2	2,0	2,6
AoT 5	3,6	3,0	2,4
AoG 6	1,6	2,0	2,2

2.2.2 Registrierung der lokomotorischen Aktivität

Die Erfassung der Bewegungsaktivität der Affen erfolgte elektro-akustisch über Körperschallmikrophone (Merula TV/XL), die entweder an einem freihängenden Klettergestell aus Stahlrohren (VR I) oder am Käfiggitter (VR II) angebracht waren. Der durch die Bewegungsaktivität der Tiere (Klettern, Springen, Laufen und Putzen) im Klettergestell bzw. im Käfiggitter erzeugte Körperschall wurde von dem Mikrophon aufgenommen und triggerte über eine Verstärkerschaltung eine Serie von Rechteckimpulsen. Diese wurden dann von einer elektronischen Datenerfassungsanlage, bestehend aus einer 24-Kanal Zähleinheit mit Timer und Interface (Eldicon, Nürnberg), einem programmierbaren Tischrechner mit Discettenstation (Alphatronic, Diehl) und einem Teletype-Terminal ASR 38 aufsummiert und halb- oder viertelstündlich ausgedruckt und abgespeichert. Bei einigen Versuchen wurden die Impulse von einem elekto-mechanischen Digital-Mehrkanaldrucker (Elmeg) erfaßt und ebenfalls halbstündlich ausgedruckt. In diesen Fällen war zur genaueren Bestimmung des Aktivitätsbeginns und -endes sowie des Aktivitätsmusters ein Zeitmarkenschreiber (Miniskript 2, Metrawatt) paralell geschaltet.

2.2.3 Registrierung der Freßaktivität

Um zum Futter zu gelangen mußten die Affen mit der Hand in einen 48 cm x 27 cm x 40 cm großen Kunststoff-Futterkasten mit einer an der Vorderfront angebrachten Klarsicht-Plexiglasscheibe, die mit drei Löchern mit jeweils 6 cm Durchmesser versehen war, greifen. Bei jedem Hineingreifen der Tiere in den Futterkasten wurden Impulse an der rechts und links der Eingriffslöcher angebrachten IR-Lichtschranke (ML 772-V) erzeugt, die auf einem Mehrkanaldrucker (Elmeg) aufsummiert und halbstündlich ausgedruckt wurden.

In beiden Versuchsräumen mußten die Affen zur Benutzung der Futteranlage entweder auf dem Klettergestell (VR I) oder auf den Ästen (VR II) sitzen, sodaß ihre Freßaktivität auch bei der lokomotorischen Aktivität mitregistriert wurde.

2.2.4 Körpertemperaturmessung und -registrierung

Die Körpertemperatur (KT) wurde bei AoT 5 mit einem intraperitoneal implantierten Temperatursender (Minimitter Mod. L-M, Minimitter) gemessen. Das Sendersignal wurde vom CB-Empfänger aufgenommen, der eine temperaturabhängige Impulsfrequenz zu einem Mikroprozessor-gesteuerten Pulsweiten-Meßgerät (M 6502 i, Sonderanfertigung Baier/Löffler) weitergeleitet wurde. Dieses druckte dann die über jeweils 10 sec. ermittelten Pulsintervalle in 5 bzw. 15 Min. Abständen aus.

Der implantieret Sender wog mit Batterie etwas weniger als 20 g, war 6 cm lang und hatte einen Durchmesser von 15 mm. Die Meßgenauigkeit lag laut Firmenangabe bei $\pm$ 0,1 ^{o}C. Um die Größe und das Gewicht des Senders möglichst gering zu halten waren Sender und Batterie lediglich mit einer Schicht Parafilm (American Cam. Comp.) umwickelt und zur Vermeidung von Unverträglichkeiten des Gewebes mit einer dünnen Paraffinschicht (Elvax) überzogen. Zur Eichung des Senders wurde ein Wasserbad (Temperaturbereich 32 - 45 ^{o}C) verwendet und die gemessenen Pulsintervalle mit der an einem Eichthermometer auf zehntel ^{o}C genau gemessenen Wassertemperatur korreliert.

Die Operation des Versuchstieres wurde unter Ketamin-Vollnarkose (Ketanest, Parke-Davis; 20 mg/kg Körpergewicht) durchgeführt und dauerte ca. eine Stunde. Nach Eröffnung des Bauchraums wurde der Sender längs zwischen die Darmschlingen geschoben und die Wunde dreischichtig mit resorbierbarem Faden (Vicryl, Ethicon Hamburg) vernäht und mit

einem Hansaplast-Sprüh-Pflaster verschlossen. Postoperative Komplikationen traten nicht auf. Eine Nachbehandlung der Wunde war deshalb nicht erforderlich. Der Affe reagierte nach einem Tag mit leichtem Fieber. Nach 10 Tagen blieb der Temperaturverlauf dann konstant. Erst danach wurden die Meßwerte verwendet.

2.3 Rechnerische Auswertung

Zur genaueren Bestimmung der Periodenlängen der unter konstanten Bedingungen freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik und des Körpertemperatur-Rhythmus wurde eine rechnerische Periodenanalyse nach DÖRRSCHEIDT und BECK (1975) verwendet. Diese Analysenmethode hat gegenüber der Fourieranalyse den Vorteil, daß sie nicht an das Vorhandensein einer bestimmten Schwingungsform (Sinusschwingung) gebunden ist.

2.4 Berechnung der Phasenverschiebungen

Zur Ermittlung der Phasenresponsekurven (PRC) wurden die Phasenverschiebungen $\Delta\varphi$ nach dem jeweiligen Lichtpuls wie folgt berechnet: Richtung und Ausmaß der durch den Lichtpuls ausgelösten Phasenverschiebungen wurden immer an Hand der ersten Periode nach dem Puls ermittelt und nach einem von LOHMANN (1966) vorgeschlagenen Wert korrigiert. Dieses Verfahren (Abb. 1) berücksichtigte auftretende Frequenzänderungen. Die Bestimmung der Störlicht-induzierten Phasenverschiebung $\Delta\varphi_m$ erfolgte so, daß Punkt A um 180° vorwärts und Punkt B um 180° rückwärts extrapoliert wurden. Der maximal mögliche Fehler von $\Delta\varphi_m$ betrug dann höchstens $\Delta\tau/_2$. $\Delta\varphi_m$ wurde nach der durch Zeitmarkenschreiber-Aufzeichnung ermittelten Uhrzeit für den Aktivitätsbeginn bestimmt (vgl. Abb. 11). Die von LOHMANN (1966) empfohlene Fehlerkorrektur, die die Phasenlage des Reizes

berücksichtigt, wurde anschließend vorgenommen. Die Phasenverschiebung betrug danach:

$$\Delta \varphi = \Delta \varphi_m + \Delta \tau \, (0{,}5 - \varphi_S)$$

$\Delta \tau$: Änderung der Periodenlänge in Minuten

φ_S : Phasenlage des Lichtpulses, ausgedrückt als Dezimale von 360° (X/360°), bezogen auf den Aktivitätsbeginn = 0°.

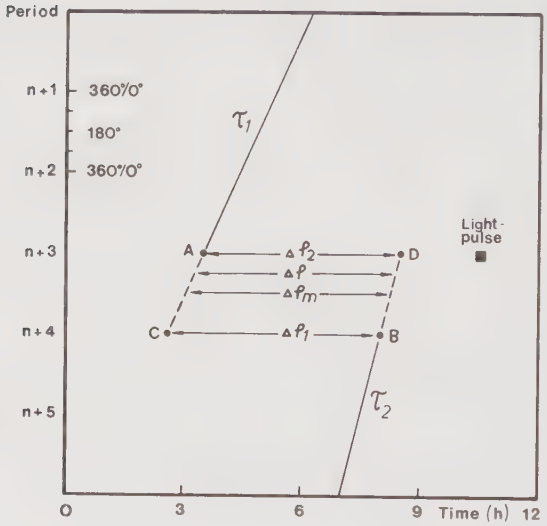

Abb. 1:

Methode zur Bestimmung von Phasenverschiebungen (verändert nach LOHMANN 1966).

τ_1 = Periodenlänge vor dem Reiz

τ_2 = Periodenlänge nach dem Reiz

Punkt A = letzter Phasenbezugspunkt vor dem Reiz

Punkt B = erster Phasenbezugspunkt nach dem Reiz

3. ERGEBNISSE

3.1 Tagesperiodik im LD 12:12

3.1.1 Tagesgang von lokomotorischer Aktivität und Freßaktivität

Im künstlichen LD 12:12 mit ca. 0,1 Lux während der D-Phase (dies entspricht ungefähr Vollmondhelligkeit) und ca. 200 Lux während der Lichtzeit waren alle 6 Versuchsgruppen vollständig synchronisiert. Lokomotorische Aktivität und Freßaktivität beschränkten sich ausschließlich auf die Dunkelzeit. Alle Tiere wurden mit oder kurz vor Beginn der Dunkelheit aktiv (Abb. 2, links oben). Es bestand dabei eine geringe positive Phasenwinkeldifferenz zum Zeitgeberzyklus. Nach dem schnellen Ansteigen der Aktivität wurde das erste Maximum schon eine Stunde nach Beginn der D-Zeit erreicht. Zwei bis vier Stunden nach dem LD-Wechsel zeigten alle Tiere ein Aktivitätsminimum. Während des anschließenden mehr oder weniger kontinuierlichen Anstiegs der Aktivität traten dann größere interindividuelle Unterschiede auf. Das Maximum lokomotorischer Aktivität lag ungefähr eine Stunde vor dem Ende der D-Zeit. Zu Beginn der L-Zeit sank die Aktivität dann abrupt ab. Das Mittelwertaktogramm in Abb. 2, links unten, zeigt ein deutlich bimodales Muster vom Alternans-Typ (ASCHOFF 1957).

Bei der zeitlichen Verteilung der Freßaktivität (Abb. 2, rechts oben: Individualmuster; rechts unten: Mittelwertaktogramm) ist der bimodale Verlauf nicht so eindeutig zu erkennen. Auffällig ist hier das bei allen Affen gleich nach Beginn der Dunkelzeit auftretende Maximum. Bis auf AoT 5 (●-·-●), der erst drei Stunden vor Ende der Dunkelzeit am meisten fraß, zeigten alle anderen Affen diesen Gipfel eine Stunde nach Aktivitätsbeginn. Während der starke Abfall der Freßaktivität nach dem anfänglich großen Anstieg

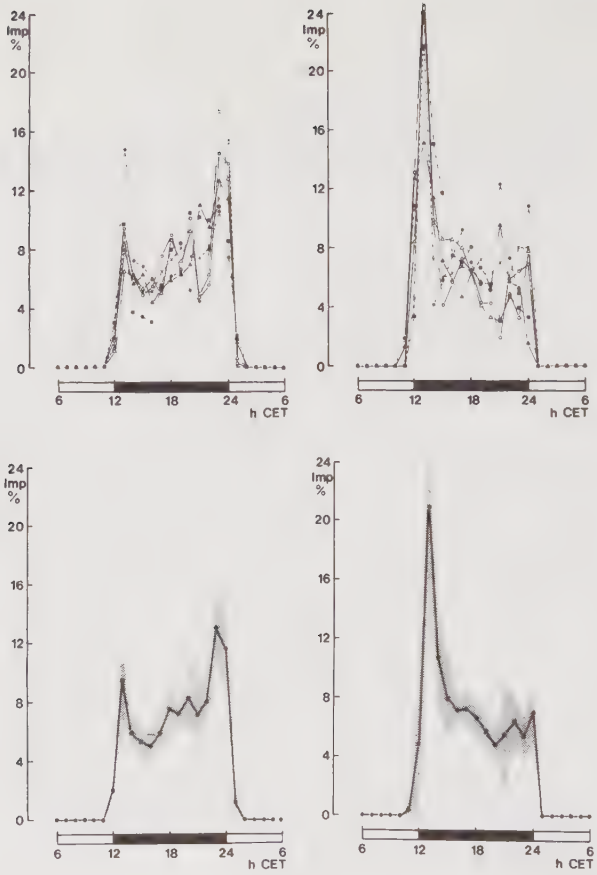

Abb.2:

Tagesperiodischer Verlauf der lokomotorischen Aktivität (links) und der Freßaktivität (rechts) von Nachtaffen im LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux).
oben: Über jeweils 10 Tage gemittelte Individualmuster
unten: Durch Mittel über alle Individuen gewonnenes Artmuster. Der punktierte Bereich charakterisiert die jeweilige Standardabweichung.

AOG 1 : ✗- - - ✗ AoT 3 : △ — △ AoT 5 : ● — · — ●
AoG 2 : ○ — ○ AoT 4 : ▲ — ▲ AoG 6 : ■ — ■

recht einheitlich war, traten gegen Ende der D-Phase deutliche interindividuelle Unterschiede in Bezug auf den Verlauf der Nahrungsaufnahme auf.

3.1.2 Tagesgang der Körpertemperatur

Um zu ermitteln, inwieweit auch die KT dem tagesperiodischen Verlauf der lokomotorischen Aktivität und/oder der Freßaktivität folgt, wurde bei einem Versuchstier (AoT 5) telemetrisch die Kern-Temperatur durch einen IP-implantierten Miniatursender registriert.

Im LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux) zeigte die KT des betreffenden Affen deutliche tagesperiodische Schwankungen. Über der jeweils in Histogrammform dargestellten Freßaktivität (hell) und der lokomotorischen Aktivität (dunkel) gibt Abb. 3 den Kerntemperaturverlauf an 9 aufeinanderfolgenden Tagen wieder. Bei Betrachtung der Einzeltage werden bei dem gewählten Halbstunden-Raster, im Gegensatz zu den in Abb. 4 dargestellten Mittelwertkurven, kurzperiodische Veränderungen bei allen drei Parametern deutlich. Während der circadianen Aktivitätszeit wechselten jeweils 3 - 6 Aktivitäts- und Freßschübe mit Kurz-Ruhephasen.

Mit dem Aktivitätsbeginn stieg die KT des Tieres von durchschnittlich 36,2 $\pm$ 0,3°C auf 36,9 $\pm$ 0,2°C an. Dieses erste Maximum wurde 45 - 74 Minuten nach Dunkelbeginn erreicht und dauerte ungefähr so lang wie der erste Aktivitätsschub. Der weitere Kurvenverlauf läßt erkennen, daß die KT während der Kurz-Ruhephasen immer um einige Zehntel-Grad sank und beim nächsten Aktivwerden des Tieres wieder anstieg. Während eines Aktivitätsschubes lag der zweite, diesem Intervall zugehöhrige KT-wert, meist höher als der erste. Dies deutet darauf hin, daß auch bei Aotus trivirgatus die Aktivität der KT etwas vorausgeht. Die höchsten KT-Werte von durchschnittlich 37,8 $\pm$ 0,3°C wurden unmittel-

bar am Aktivitätsende, d.h. zum Ende der Dunkelzeit erreicht. Nach Lichtbeginn sank die KT rapide und hatte ungefähr drei Stunden danach Werte von 36,3 ± 0,2°C. Die in Abb. 3 eingezeichneten Pfeile (∧) machen sehr deutlich, daß Störungen, wie z.B. das bloße Betreten des Raumes, die Fütterung und Reinigung der Käfige, je nach Ausmaß jeweils einen schnellen KT-Anstieg um 0,2 - 1,0°C verursachten.

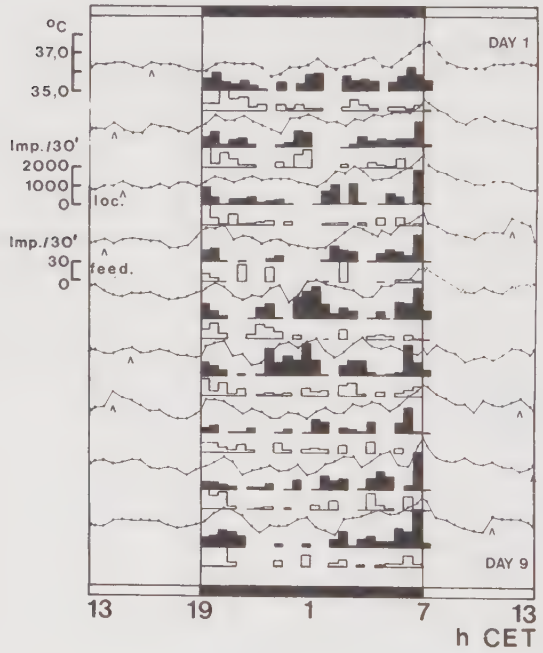

Abb. 3:

Tagesverlauf von Aktivitätsperiodik (dunkel), Freßaktivität (hell) und KT (•—•—•) eines Nachtaffen (AoT 5) an 9 aufeinanderfolgenden Tagen. ∧ : Fütterungszeiten.

Die tägliche Minimum-Maximum Differenz betrug im Durchschnitt 1,6 ± 0,2°C. In der ersten Hälfte der Dunkelzeit lag die Durchschnittstemperatur bei 36,3 ± 0,2°C

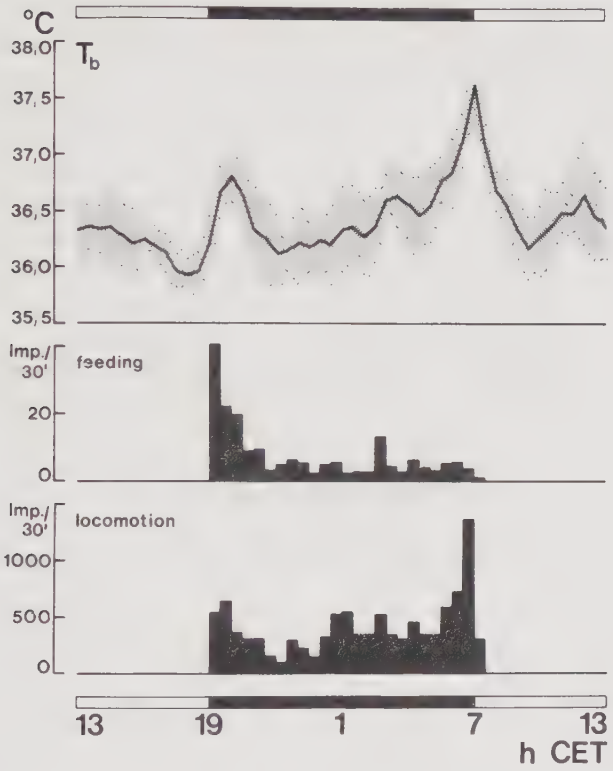

Abb. 4:

Tagesperiodischer Verlauf der KT (oben), Freßaktivität (Mitte) und lokomotorischer Aktivität (unten) eines Nachtaffen (AOT 5) im LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux); n = 12 Tage. Die punktierte Fläche kennzeichnet den Bereich der Standardabweichung.

und in der zweiten Hälfte bei 36,7 ± 0,3°C. Für die erste Hälfte der Lichtzeit ergaben sich Werte von 36,5 ± 0,3°C, für die zweite Hälfte von 36,2 ± 0,2°C.

Die Mittelwertdiagramme in Abb. 4 zeigen die zeitlichen Zusammenhänge von KT, Lokomotion und Freßaktivität. Ebenso wie die lokomotorische Aktivität hat auch der KT-Verlauf ein bimodales Muster mit Maximalwerten zu Beginn und am Ende der Dunkelzeit. Beide Maxima treten synchron zu denen der beiden anderen Funktionen auf. Nach Beginn der Dunkelzeit fängt der Affe sofort an, ziemlich viel zu fressen. Deshalb ist auch das erste Maximum der lokomotorischen Aktivität primär auf Freßaktivität zurückzuführen. Der zugehörige Gipfel der KT ist niedriger als das zweite Maximum am Ende der Dunkelzeit, wo sich das Tier wesentlich mehr bewegt und weniger frißt. Die KT scheint also durch die Lokomotion stärker erhöht zu werden als durch das Freßverhalten und die damit verbundene Stoffwechselaktivierung.

3.2 Periodik unter konstanten Bedingungen

3.2.1 Einfluß der Beleuchtungsstärke auf den endogenen Rhythmus

3.2.1.1 Lokomotion

Unter konstanten Laborbedingungen (LL oder DD) weicht die Periodenlänge des freilaufenden Rhythmus bei fast allen Organismen von 24 Stunden ab. Daraus geht hervor, daß die circadiane Periodik (HALBERG 1959) endogenen Ursprungs ist. Nach der Aschoff'schen Circadian-Regel (1960) hängen die Parameter der circadianen Periodik bei licht- und dunkelaktiven Arten in unterschiedlicher Weise von der Beleuchtungsstärke ab. Bei dunkelaktiven Tieren sollen die Periodenlänge τ mit abnehmender Beleuchtungsstärke kürzer, das $\alpha : \varrho$-Verhältnis und die Aktivitätsmenge pro Periode

dagegen größer werden. Lichtaktive Tiere sollen sich genau entgegengesetzt verhalten. Die meisten der bisher untersuchten Wirbeltierarten folgen dieser Regel. Eine generelle Ausnahme scheinen lediglich die lichtaktiven Primaten darzustellen. Ihre Spontanperiode zeigt entweder keine regelhafte Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke (MARTINEZ 1972) oder verlängerte sich mit zunehmender Helligkeit (FARNER und TERNES 1969, HAWKING und LOBBAN 1970, TOKURA und ASCHOFF 1978, 1979).

Um zu prüfen, ob sich die einzige nachtaktive Simiae-Art, Aotus trivirgatus in dieser Beziehung wie eine echte dunkelaktive Art verhält, wurden AoG 1, AoG 2 und AoT 3 Dauerlicht (LL) von 10^{-1} und 10^{-3} Lux und AoT 4, AoT 5 und AoG 6 LL von 10^{2}, 10^{-1}, 10^{-3} und 10^{-5} Lux ausgesetzt.

Als Beispiel für die hierbei erzielten Ergebnisse zeigt Abb. 5 den Einfluß der Beleuchtungsstärke auf den freilaufenden Aktivitätsrhythmus von AoT 5 an jeweils 20 aufeinanderfolgenden Tagen. Aus den jeweils links in Histogrammform dargestellten Originaldaten geht hervor, daß die Spontanperiodenlänge dieses Tieres immer größer als 24 Stunden war. Die rechnerischen Periodogrammanalysen (jeweils rechts oben) ergaben für 10^{2} Lux eine Periodenlänge von 26,2 h, für 10^{-1} Lux von 24,4 h und für 10^{-3} Lux von 24,5 h. Beim Vergleich der Absolutwerte ist zu erkennen, daß die durchschnittliche Aktivitätsmenge pro Periode bei 10^{-1} Lux am größten, bei 10^{2} Lux stark und bei 10^{-3} Lux leicht reduziert war ($\bar{x}_{20}$ = 2213 gegenüber 525 und 1529 Imp./τ). Im Dauerlicht von 10^{-5} Lux stellten die Affen nach kurzer Zeit ihre lokomotorische Aktivität ganz ein und fraßen auch nicht mehr. Das läßt darauf schließen, daß niedrige Beleuchtungsstärken bei Aotus auch unter konstanten Bedingungen einen hemmenden Einfluß haben und auch hier ein beleuchtungsbedingtes Aktivitätsoptimum im Helligkeitsbereich von 10^{-1} Lux besteht. Die unter den Ergebnis-

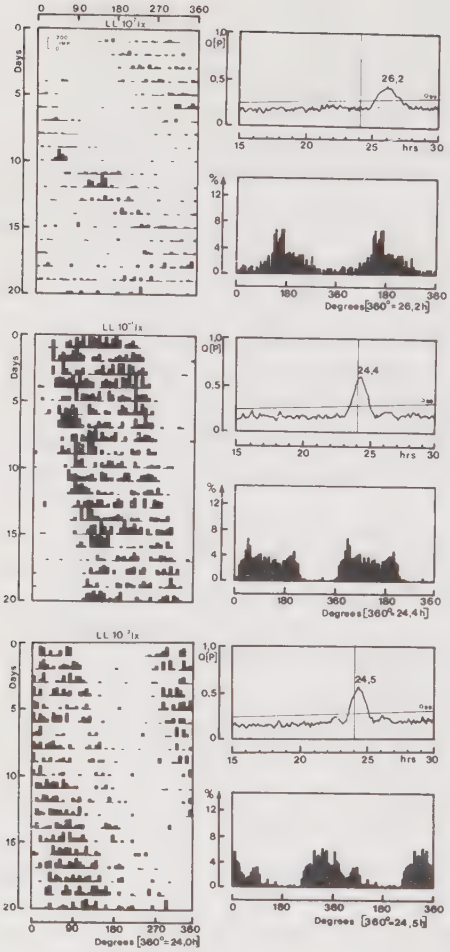

Abb. 5:

Freilaufender circadianer Aktivitätsrhythmus eines Aotus-♀ im LL von 10^{2}, 10^{-1} und 10^{-3} Lux. Auf der linken Seite sind in Histogrammform die an 20 aufeinanderfolgenden Tagen registrierten Originalwerte wiedergegeben. Die jeweils oben rechts eingezeichneten Kurvendiagramme geben die Ergebnisse der rechnerischen Periodenanalysen wieder und die darunter aufgetragenen Doppel-Histogramme die, über die errechnete wahrscheinlichste Periodenlänge, gemittelten durchschnittlichen Freilaufaktogramme (= Profilaktivität).

Plots der Periodogrammanalysen dargestellten Freilauf-Aktogramme haben einen sehr unterschiedlichen Zeitverlauf. Ein biphasisches Muster mit Maxima zu Beginn und am Ende der Dunkelzeit wie im LD 12:12 ist nur im LL von 10^{-1} Lux deutlich zu erkennen. Trägt man die bei allen Versuchsgruppen ermittelten Periodenlängen als Funktion der LL-Beleuchtungsstärke auf (Abb. 6), so ergibt sich lediglich im Bereich zwischen 10^{-1} und 10^{2} Lux eine den Aussagen der Aschoff'schen Circadian-Regel entsprechende Korrelation.

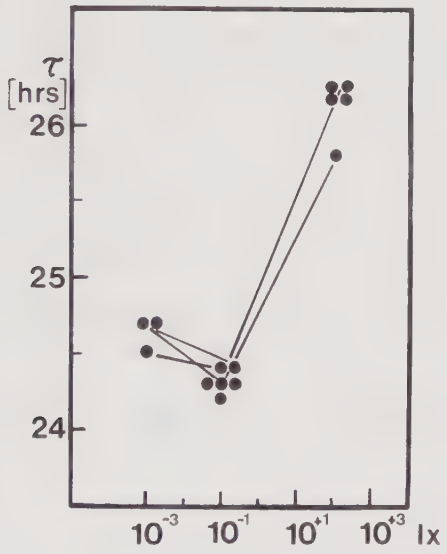

Abb. 6:

Abhängigkeit der Spontanperiodenlänge der freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Aotus trivirgatus von der Beleuchtungsstärke.

3.2.1.2 Kerntemperatur und Freßverhalten

Die verschiedenen tagesperiodischen Funktionen eines Organismus laufen unter konstanten Beleuchtungsbedingungen normalerweise mit gleicher Periodenlänge frei wie der Aktivitätsrhythmus. Es kann jedoch auch vorkommen, daß sie ihre interne Synchronisation plötzlich verlieren und mit unterschiedlicher Periodenlänge freilaufen. Ihre ursprünglich stabile gegenseitige Phasenbeziehung verändert sich dabei ständig. Eine solche "spontane interne Desynchronisation" wurde von ASCHOFF (1965) und WEVER (1979) beim Menschen festgestellt und konnte von SULZMAN et al. (1977, 1979) auch beim Totenkopfäffchen nachgewiesen werden.

Um zu prüfen, wie stabil bei Aotus verschiedene circadiane Funktionen auch im Freilauf unter Konstantbedingungen miteinander gekoppelt sind, wurde bei einem Nachtaffen ♀ (AoT 5) im LL von 10^{-1} Lux und im LL von 10^{2} Lux jeweils 18 Tage lang parallel zur lokomotorischen Aktivität und Freßaktivität auch die Kerntemperatur registriert.

Aus Abb. 7, in welcher der Verlauf dieser drei Parameter während der jeweils ersten 10 Tage bei beiden LL-Intensitäten dargestellt ist, geht hervor, daß in jedem Fall ein freilaufender circadianer Rhythmus von über 24 Stunden auftrat. Es fällt auf, daß bei der höheren Beleuchtungsstärke nicht nur die lokomotorische Aktivität und die Freßaktivität stark reduziert sind, sondern sich auch der Temperaturverlauf deutlich verändert. Im LL von 10^{-1} Lux war die Schwingungsbreite (Minimum – Maximum-Differenz) des Temperaturrhythmus wesentlich größer als im LL von 10^{2} Lux ($LL_{10}{}^{-1}$: 35,3 - 38,4°C; $LL_{10}{}^{2}$: 35,4 - 37,8°C). Auf jeden Temperaturanstieg während, bzw. nach einem Aktivitäts- und/oder Freßschub folgte im LL von 10^{-1} Lux meist ein Abfall um mehrere Zehntel-Grad, während im LL von 10^{2} Lux ein gleichmäßigerer circadianperiodischer Anstieg und Abfall der Temperatur zu verzeichnen war.

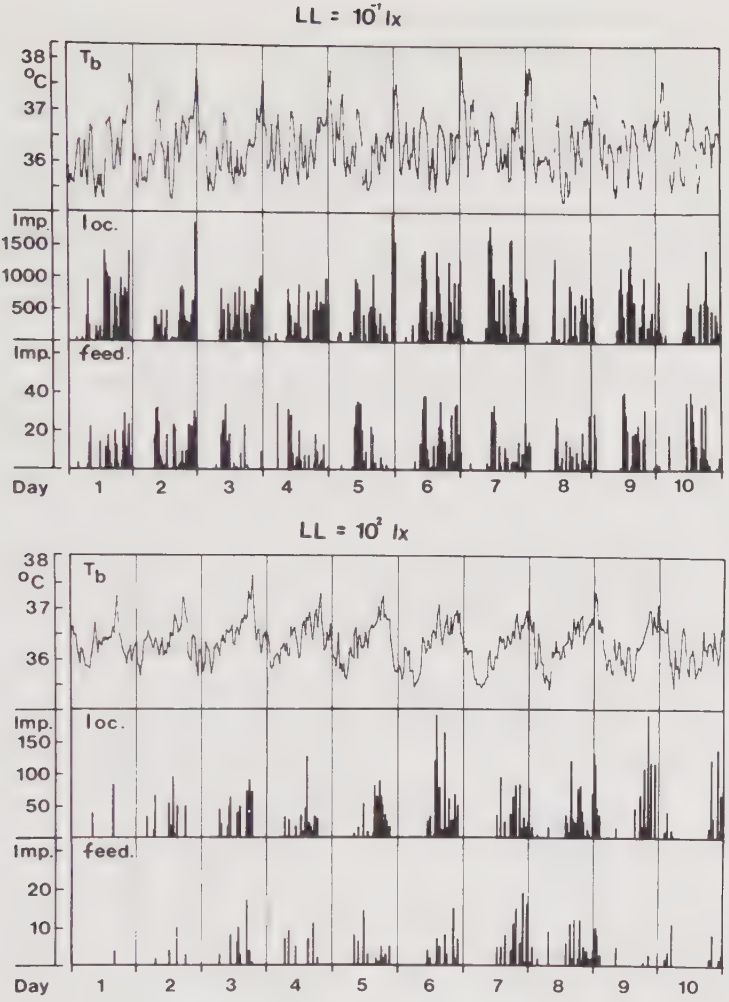

Abb. 7:

Verlauf der circadianen Periodik der Kerntemperatur (oben), der lokomotorischen Aktivität (Mitte) und der Freßaktivität (unten) eines Aotus-♀ (AoT 5) an 10 aufeinanderfolgenden Tagen im LL von 10^{-1} Lux (oben) und 10^{2} Lux (unten).

Der Temperaturverlauf scheint dabei nicht so eng an den Aktivitätsverlauf gebunden zu sein, wie bei 10^{-1} Lux.

Abb. 8 faßt die Ergebnisse der mit den Daten aus beiden Versuchsreihen durchgeführten Periodogrammanalysen zusammen. Beim LL von 10^{-1} Lux (oben links) ergaben sich nahezu identische Periodenlängen von τ = 24,5 h bei der Körpertemperatur und jeweils 24,6 h bei Lokomotion und Freßaktivität, während die Periodenlänge des Temperaturrhythmus im LL von 10^{2} Lux (unten links) mit τ = 25,9 um 0,4 h, d.h. um 24 Minuten länger war als die Spontanperiode der Lokomotion und der Freßaktivität. Es erscheint jedoch fraglich, ob dieser Unterschied schon als Indikator einer (beginnenden) internen Desynchronisation zu werten ist. Der in Abb. 8 auf der rechten Seite dargestellte durchschnittliche Zeitverlauf der drei simultan registrierten Parameter entsprach im LL von 10^{-1} Lux weitgehend dem unter synchronisierten Bedingungen im LD 12:12 (vgl. Abb. 4). Trotz der starken kurzperiodischen Schwankungen des freilaufenden Temperaturrhythmus ergab die Mittelung über die errechnete Spontanperiodenlänge einen ausgeprägten bimodalen Verlauf. Das erste Temperaturmaximum wurde auch hier wieder kurz nach Beginn der Aktivitätsphase und dem Maximum der Freßaktivität erreicht. Das um 0,4 K höhere Hauptmaximum trat dann unmittelbar nach dem Aktivitätspeak am Ende der Aktivitätsphase auf.

Im LL von 10^{2} Lux änderte sich das Muster der registrierten drei Parameter dann sehr stark. Ein bimodaler Verlauf deutete sich allenfalls noch ganz schwach bei der Lokomotion und der Freßaktivität an, während die KT einen eindeutig unimodalen Verlauf hatte. Interessanterweise lag dabei das Maximum um 0,4 K niedriger als im LL von 10^{-1} Lux, wogegen das Gesamtniveau dieser Schwingung mit 36,4°C bei beiden Beleuchtungsstärken gleich blieb. Mit dem Übergang zum freilaufenden Rhythmus unter Konstantbedingungen einhergehende Veränderungen der gegenseitigen Phasenbeziehungen der drei circadianen Funktionen waren nicht zu erkennen.

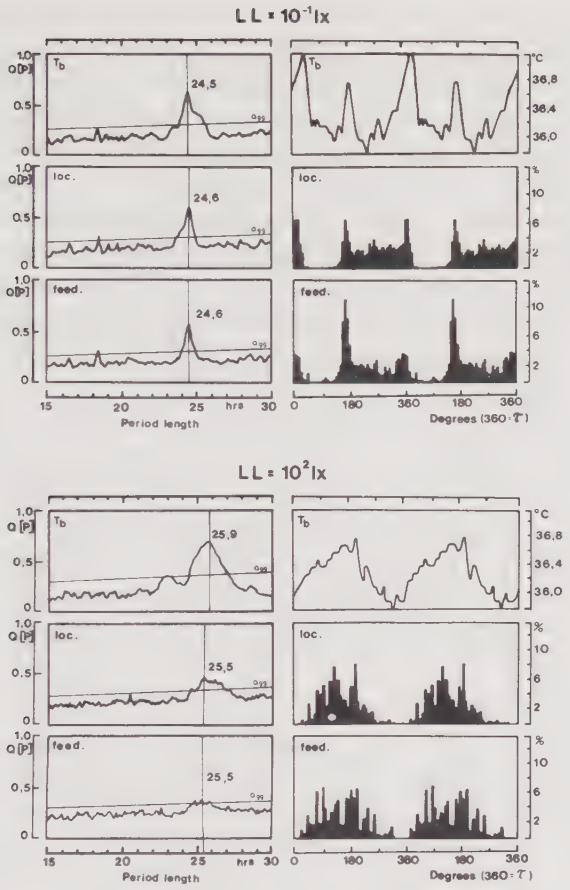

Abb. 8:

Ergebnisse der Periodogrammanalysen des Verlaufs der Kerntemperaturwerte (oben), der lokomotorischen Aktivität (Mitte) und der Freßaktivität (unten) von AoT 5 im LL von 10^{-1} Lux (oben) und im LL von 10^{2} Lux (unten). Links: Periodogramme. Rechts: Über die errechnete Periodenlänge gemittelte Freilaufmuster der betreffenden Parameter.

3.2.2 Einfluß der Versuchsdauer auf die Spontanperiode

Außer durch die Beleuchtungsstärke wird die endogene Spontanperiode noch durch mehrere andere Faktoren bestimmt. Je nach den Eigenschaften des vorhergegangenen synchronisierenden LD-Zeitgebers (Periodenlänge, Verhältnis von Lichtzeit : Dunkelzeit, etc.) ergeben sich häufig unterschiedliche Werte für τ ("after-effects"). Ebenso können sich Änderungen im hormonellen Status der Tiere, die sowohl jahreszeitlich als auch durch das Geschlecht und das Alter

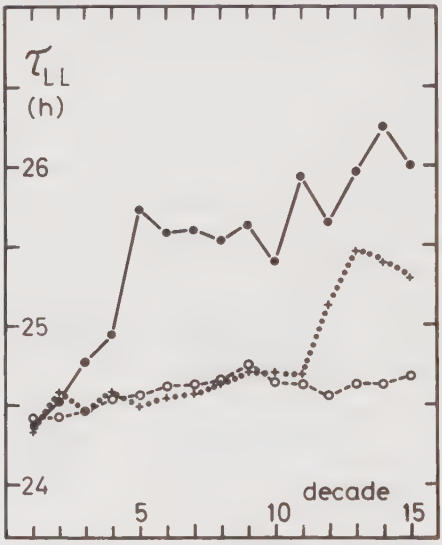

Abb. 9:

Abhängigkeit der Spontanperiode des freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus von Aotus trivirgatus von der Dauer der Konstantbedingungen (LL = 10^{-1} Lux). Die Berechnung von τ erfolgte jeweils unabhängig von der Applikation einzelner Lichtpulse für aufeinanderfolgende Dekaden. AoT 4: (○--○), AoT 5: (●—●), AoG 6: (+•••+).

bedingt sein können, auf die Periodenlänge auswirken (Zus. ASCHOFF 1979, PITTENDRIGH und DAAN 1976 a). Oft kommt es auch mit zunehmender Versuchsdauer zu Änderungen der Spontanperiode. Um zu sehen, wie stark dies auch bei den Nachtaffen der Fall ist, wurde bei den beim ersten Phasenresponseversuch mit 150 Tagen im LL von 10^{-1} Lux ermittelten Daten die Spontanperiodenlänge für die aufeinanderfolgenden Dekaden berechnet und in Abb. 9 als Funktion der Versuchsdauer aufgetragen. Während sich τ bei AoT 4, einem alten ♂, bis zum 90. Versuchstag nur um rund 0,3 h verlängerte und dann ab dem 100. LL-Tag ziemlich konstant blieb, kam es bei AoT 5, einem jungen ♀, zu starken Periodenveränderungen. τ verlängerte sich hier mehr oder weniger kontinuierlich von 24,4 auf 26 h. Die beiden Tiere von AoG 6 verlängerten ihre Spontanperiode bis zum 110. Versuchstag nur geringfügig und verlangsamten ihren Aktivitätsrhythmus danach ziemlich abrupt auf 25,5 h. Zusammengefaßt läßt sich aus diesem Befund ableiten, daß sich die Spontanperiode von Aotus mit zunehmender Dauer des Freilaufs unter Konstantbedingungen individuell unterschiedlich stark verlängert.

3.2.3 "Relative Koordination" und "Splitting"

Nach dem Oszillator-Modell von PITTENDRIGH (1974, 1976) besteht der circadiane Schrittmacher des Aktivitätsrhythmus aus zwei Oszillatoren, dem M-Oszillator und dem N-Oszillator. Die von ihnen erzeugten Rhythmen verlaufen innerhalb eines begrenzten Intensitätsbereichs synchron. Laufen aber beide Oszillatoren mit unterschiedlicher Frequenz frei, so kommt es zu einem "splitting" des Aktivitätsrhythmus in zwei klar von einander unterscheidbare, und meist um 180° verschobene freilaufende Komponenten. Ein solches "splitten" des Aktivitätsmusters beim Freilauf unter konstanten Bedingungen konnte bisher bei Nagern (PITTENDRIGH 1960, 1974, POHL 1972) und Tupaias (HOFFMANN 1970,1971)

sowohl nach Änderungen der Beleuchtungsstärke bei Dauerlichtversuchen als auch nach sehr langen Freilaufperioden von über 60 Tagen, sowie nach Läsionen des SCN (RUSAK 1977) und nach Testosterongaben bei Staren (GWINNER 1974) nachgewiesen werden. Auch bei Aotus waren "splitting"- ähnliche Phänomene zu beobachten.

In Abb. 10 ist die freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik von AoT 5 in den ersten drei Monaten des ersten Phasenresponse-Versuchs im LL von 10^{-1} Lux dargestellt (siehe 3.3). Die Aktivitätszeit des Tieres scheint sich von Anfang an kontinuierlich zu verlängern. Dabei spaltet sich schließlich vom Aktivitätsbeginn eine schwach ausgeprägte Aktivitätskomponente ab, die dann später mit dem eigentlichen Aktivitätsende verschmilzt. Während dieser Zeit kommt es zu einer starken Verlängerung der Spontanperiode auf 26,2 h. Ab dem 35. Tag verkürzt sich τ wieder und nach dem 40. Tag "driften" Aktivitätsbeginn und -ende dann immer weiter auseinander, bis sich die Aktivität schließlich vom 50. - 53. Tag ohne circadiane Ruhephase in kleinen Schüben über den ganzen Zeitraum von 24 h verteilt. Erst nach dem 59. Tag tritt wieder ein klar definierbarer circadianer Rhythmus in Erscheinung. Auf diese Weise ergibt sich bei diesem Tier das Bild eines vorübergehenden Aktivitäts-"splittings", das sich um den 80. Versuchstag in etwas abgeschwächter Form zu wiederholen scheint. Bei dem ♂ AoT 4 konnte ein solches "splitting" der Aktivitätsperiodik nicht beobachtet werden, während bei den beiden ♀♀ von AoG 6 in beiden Phasenresponseversuchen ein ähnliches Zusammen- und Auseinanderlaufen von Aktivitätsanfang und -ende auftrat. Da hier jedoch die Aktivität zweier gemeinsam gehaltener Individuen registriert wurde, ist nicht zu entscheiden, ob es sich dabei um eine vorübergehende Aufspaltung der beiden Individual-Rhythmen oder um ein gemeinsames "splitting" bei übereinstimmendem Aktivitätsrhythmus handelte.

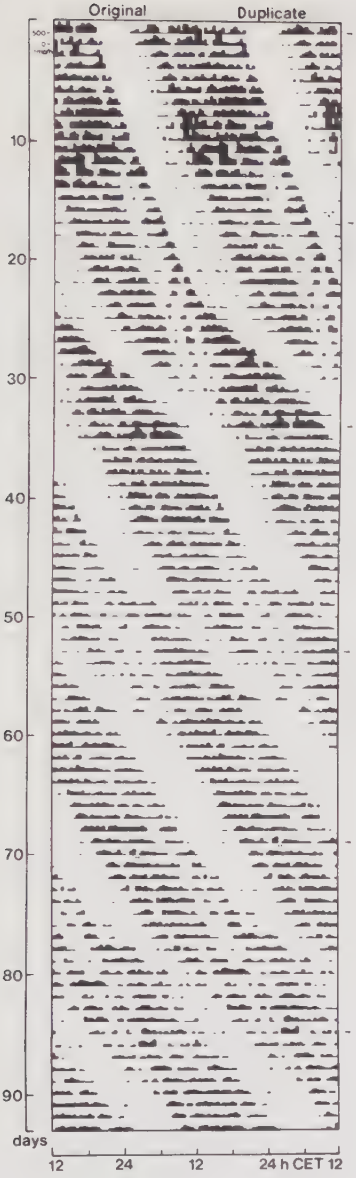

Abb. 10:

Aktivitätsperiodik eines Aotus-♀ (AoT 5) im Verlauf von 92 aufeinanderfolgenden Tagen im LL von 10^{-1} Lux während eines Phasenresponse-versuches (1). Der Pfeil (◄) bzw. (⊢) kennzeichnet den Tag, bzw. den Zeitpunkt des Lichtpulses.

3.3 Phasenresponse der freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik

Ein bestimmter Umweltfaktor kann nur dann zu einem synchronisierenden Zeitgeber für endogen tagesperiodische Rhythmen werden, wenn eine unterschiedliche Empfindlichkeit der einzelnen Phasen der circadianen Periode für diese Zeitgebermodalität vorhanden ist. Nach dem Phasenresponse-Modell von PITTENDRIGH (1965, 1974) führen plötzliche Änderungen der Helligkeit oder kurzfristiges Störlicht zu charakteristischen Phasenverschiebungen der Aktivitätsperiodik, wobei Phasenverzögerungen (delays) sowie Phasenvorverlagerungen (advances) auftreten können. Ausmaß und Richtung dieser Phasenresponse sind eine Funktion der durch den Störreiz getroffenen Phase. Die Phasenresponsekurve (PRC), d.h. die Empfindlichkeitskurve, die durch ein punktweises Abtasten der circadianen Periode mit Störreizen ermittelt wird, soll Rückschlüsse auf Synchronisationsmechanismen ermöglichen, sowie Voraussagen über die Größe des Mitnahmebereichs und die Phasenlage der synchronisierten Periodik zum Zeitgeber zulassen. Nach DAAN und PITTENDRIGH (1976) bestehen außerdem regelhafte Beziehungen zwischen der Spontanperiode τ und der Form der PRC.

Um zu untersuchen, inwieweit die PRC von Aotus trivirgatus mit den bisher für dunkelaktive Tiere ermittelten Kurven übereinstimmt, wurden die Versuchstiere AoT 4, AoT 5 und AoG 6 im VR II über einen Zeitraum von 11 Monaten bei LL von 10^{-1} Lux gehalten. Der dargebotene Störlichtpuls betrug immer 30 Minuten, seine Intensität 200 Lux. 20 Tage nach Versuchsbeginn, d.h. nachdem alle Tiere eine konstante freilaufende Periodik zeigten, wurde der erste Lichtpuls gesetzt. Alle weiteren Pulse folgten je nach Konstanz der vorhergegangenen Periodenlänge in jeweils 14 bis 20-tägigem Abstand. Die Pulse wurden immer zwei, vier, sechs Stunden usw. nach Aktivitätsbeginn von AoG 6 gesetzt und trafen

somit die anderen Versuchstiere, die mit einer anderen Spontanperiode freiliefen, in einer anderen Phase ihres circadianen Rhythmus. Nach 150 Tagen im LL von 10^{-1} Lux, d.h. nach den ersten 7 Lichtpulsen (Phasenresponseversuch 1), wurde eine vierwöchige Synchronisationsphase mit einem LD 12:12 (10^{2}:10^{-1} Lux) eingeschoben und während der darauffolgenden 160 Versuchstage wiederum 7 Lichtpulse (Phasenresponseversuch 2) appliziert. Zur Überprüfung der Bedeutung von Dunkelpulsen für die Synchronisation

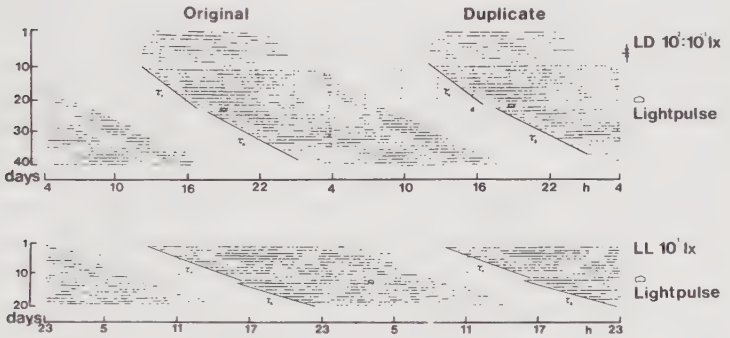

Abb. 11:

Phasenresponse der im LL von 10^{-1} Lux freilaufenden circadianen Aktivitätsperiodik von Aotus trivirgatus (AoG 6) auf 30-minütige Störlichtpulse von 200 Lux.
Oben: Negative Phasenverschiebung (delay-shift) nach einem zwei Stunden (= 29,6°) nach Aktivitätsbeginn gesetzten Lichtpuls.
Unten: Positive Phasenverschiebung (advance-shift) als Reaktion auf einen Störlichtpuls im letzten Drittel der Aktivitätsphase (= 145°).

wurden alle Versuchstiere dann zu einem späteren Zeitpunkt im LL von 10^{-1} Lux gehalten und einmal vier und zehn Stunden nach Aktivitätsbeginn von AoT 4 durch einen ein-stündigen Dunkelpuls (physiologische Dunkelheit) gestört. Damit sollten die Befunde von SUBBARAJ und CHADRASHEKARAN (1978) sowie von BOULOS und RUSAK (1982) geprüft werden, nach denen die PRC für Licht- und Dunkelpulse spiegelbildlich verlaufen. Soweit möglich wurden die Periodenlängen zur Ermittlung der PRC jeweils für die vorausgehenden und nachfolgenden 10 Tage eines neuen Lichtpulses berechnet. Verfälschungen durch Übergangszyklen (transiens) mit abweichender Periodenlänge ließen sich so auf ein Minimum reduzieren. Gewisse Schwierigkeiten bereitete lediglich die Auswertung der Daten von AoT 5, bei denen auf Grund der beschriebenen "Splitting"-Phänomene vor und nach einigen Lichtpulsen keine eindeutigen Periodenlängen zu bestimmen waren.

Abb. 11 zeigt jeweils ein Beispiel einer Phasenverzögerung (delay, oben) und Phasenvorverlagerung (advance, unten) von AoG 6. Die delay-Verschiebung von $\Delta\varphi$ = - 38 Min. resultierte als Reaktion auf einen zu Beginn der Aktivitätszeit gesetzten Störlichtpuls (29,6° / Aktivitätsbeginn = 0°). Dabei ist eine leichte Periodenverlängerung von τ_1 = 24,2 h auf τ_2 = 24,3 h zu verzeichnen, während der endogene Rhythmus nach der advance-Verschiebung von $\Delta\varphi$ = + 71 Min. (Lichtpuls bei 145°) mit gleicher Periodenlänge ($\tau_1 = \tau_2$ = 24,5 h) weiterlief.

In Abb. 12 ist die für Aotus trivirgatus ermittelte PRC dargestellt. Auf der Abszisse ist die jeweilige Phase der Spontanperiode in Grad aufgetragen, wobei der Aktivitätsbeginn als Referenzphase (0°) verwendet wurde. Dabei wurde jeder Zeitpunkt eines Lichtpulses auf die Phase der jeweils vorausgegangenen Periodenlänge = 360° umgerechnet. Die Ordinate gibt die Phasenverschiebung $\Delta\varphi$ in Minuten an. Dem Kurvenverlauf ist zu entnehmen, daß bei Aotus Stör-

lichtpulse während der ersten 7 Stunden der Aktivitätszeit Phasenverzögerungen bewirken. Ihr Maximum mit bis zu 94 Minuten liegt bei 60°, d.h. etwa vier Stunden nach Aktivitätsbeginn. Alle nach 105° des circadianen Zyklus applizierten Lichtpulse lösen advance-Verschiebungen aus. Ihr Maximum liegt mit ca. 80 Minuten im Bereich von 140°, also zwei bis drei Stunden vor dem Aktivitätsende. Der Versuch, bei dem die Wirkung von Dunkelpulsen getestet wurde, erbrachte kein eindeutiges Ergebnis. AoT 5 und AoG 6 reagierten überhaupt nicht auf die einstündige Dunkelheit,

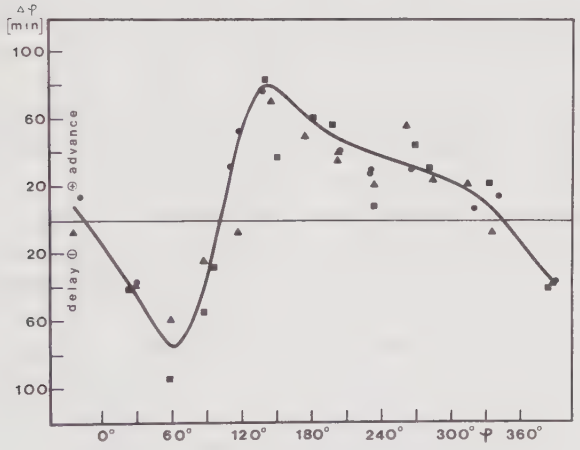

Abb. 12:

Phasenresponse-Kurve (PRC) für Aotus trivirgatus. Phasenverschiebung $\Delta\varphi$ des im LL von 10^{-1} Lux freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus in Abhängigkeit von der Phasenlage φ des applizierten Störlichtes (200 Lux, 30 min). AoT 4 = ■ , AoT 5 = ● , AoG 6 = ▲ .

während AoT 4 seinen Aktivitätsrhythmus nach dem ersten Dunkelpuls um $\Delta \varphi$ = - 20 Minuten und nach dem zweiten Dunkelpuls um $\Delta \varphi$ = - 120 Minuten verschob.

Bei allen drei Versuchsgruppen führten die Störlichtpulse fast immer auch zu Frequenzänderungen. Der Vergleich der

Tab. 3:

Vergleich der durchschnittlichen Spontanperiodenlängen des im LL von 10^{-1} Lux freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus von Aotus trivirgatus während der letzten 10 Tage vor, und der ersten 10 Tage nach, 30-minütigen Störlichtpulsen von 200 Lux.

Phase des Lichtpulses in Stunden nach Aktivitätsbeginn von AoG 6	Periodenlängen vor (τ_1) und nach (τ_2) dem Störlichtpuls		
	AoT 4	AoT 5	AoG 6
	$\tau_1 \rightarrow \tau_2$	$\tau_1 \rightarrow \tau_2$	$\tau_1 \rightarrow \tau_2$
2	24,3 → 24,3	24,4 → 24,3	24,2 → 24,3
4	24,3 → 24,2	24,6 → 25,2	24,3 → 24,3
6	24,3 → 24,3	25,1 → 25,0	24,3 → 24,3
8	24,3 → 24,4	----------	24,4 → 24,4
10	24,4 → 24,4	25,1 → 25,0	24,5 → 24,5
12	24,4 → 24,5	25,4 → 25,4	24,4 → 24,5
14	24,4 → 24,5	25,6 → 25,6	24,5 → 24,4
----------	----------	----------	----------
14	24,4 → 24,5	24,4 → 26,5	24,4 → 24,3
16	24,4 → 24,4	24,5 → 24,5	24,4 → 24,4
18	24,4 → 24,4	26,2 → 25,2	24,4 → 24,4
20	----------	25,5 → 26,2	25,2 → 24,4
22	24,4 → 24,4	25,4 → 24,5	25,1 → 24,5
24	24,4 → 24,4	----------	25,4 → 25,4

Periodenlängen vor und nach den einzelnen Lichtpulsen läßt in keinem Fall regelhafte Änderungen der Spontanfrequenz erkennen (Tab. 3). Fast immer trat die neue Frequenz gleich nach der ersten Periode nach dem Lichtpuls auf. Übergangszyklen waren nur gelegentlich zu beobachten (Abb. 10 nach Puls 3). Weder zwischen der phasenbedingten Änderung der Periodenlänge τ und der betreffenden Phasenverschiebung $\Delta\varphi$ noch zwischen τ und der Phase φ des Pulsbeginns war eine Korrelation festzustellen.

3.4 Mitnahmebereich des circadianen Aktivitätsrhythmus

Circadiane Rhythmen lassen sich nur innerhalb eines bestimmten Periodenbereichs von Zeitgeberzyklen synchronisieren. Die Breite dieses Mitnahmebereichs hängt sowohl von der Stärke des Zeitgebers (Amplitude, Niveau und Form der Schwingung) als auch von der Stärke des biologischen Oszillators ab (ASCHOFF und POHL 1978). Außerdem soll sie positiv mit der Variabilität der Spontanperiodenlänge und dem Verlauf der PRC korreliert sein (ERKERT 1982, DAAN und PITTENDRIGH 1976).

Um zu prüfen, welche LD-Zeitgeberperioden bei Aotus trivirgatus als einer Art mit mittlerer Variabilität der Periodenlänge den circadianen Aktivitätsrhythmus zu synchronisieren vermögen, wurden AoT 4, AoT 5 und AoG 6 im VR II jeweils im Anschluß an einen LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux) bei in 30-Minuten-Schritten bis auf 15:15 h verlängerten und bis zu 8:8 h verkürzten LD-Zyklen mit gleicher L- und D-Beleuchtungsstärke gehalten. Geboten wurden jeweils 7 Zeitgeberperioden.

Der Aktivitätsrhythmus der Nachtaffen bei den verschiedenen Zeitgeberzyklen von 18 bis 30 Stunden ist in Abb. 13 am Beispiel von AoT 4 dargestellt. Der LD 13:13 h (untere Hälfte) schien das Tier noch voll zu synchronisieren, ob-

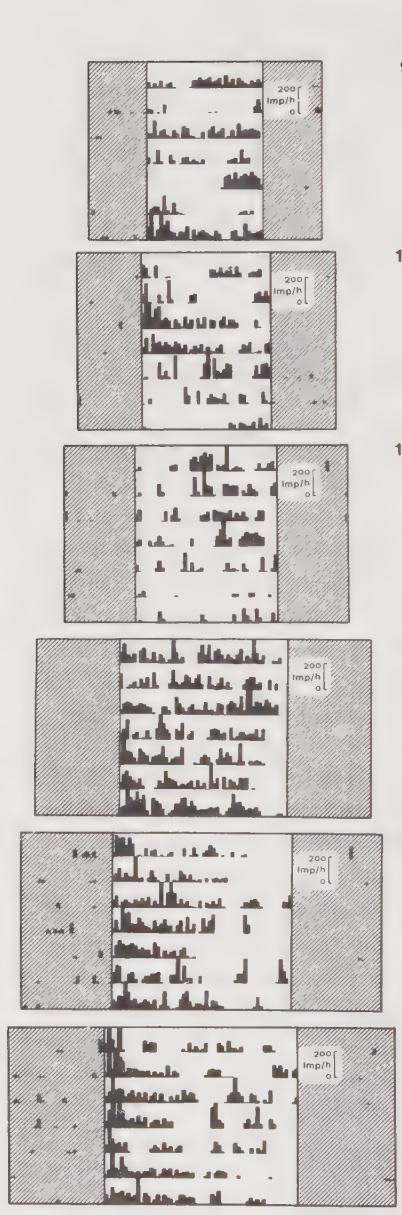

Abb. 13:

Mitnahmebereich der circadianen Aktivitätsperiodik eines Aotus-♂ (AoT 4) bei LD-Zyklen (10^2:10^{-1} Lux) mit unterschiedlicher Periodenlänge. Lichtzeit schraffiert.

wohl es in der 4. bis 6. Zeitgeberperiode während der letzten Stunden der Dunkelheit keine Alktivität mehr entfaltete. Dieses Verhalten trat in der Dunkelzeit des LD 14:14 h noch deutlicher zu Tage. Im LD 15:15 h, der gleichfalls noch synchronisierend zu wirken schien, fällt bei AoT 4, vor allem während der zweiten Hälfte der Dunkelzeit, das Auftreten von längeren Ruhezeiten zwischen den einzelnen Aktivitätsschüben auf. Im 28- und 30-Stunden-Tag traten bei AoT 4 auch während der zweiten Hälfte der Lichtzeit mehrere kleinere Aktivitätsschübe auf. Ihre Phasenlage deutet jedoch eher auf eine positive Phasenwinkeldifferenz eines synchronisierten Rhythmus mit stark lichtmaskiertem Aktivitätsbeginn hin, als auf einen, unter diesen Bedingungen, freilaufenden Aktivitätsrhythmus. Auch bei den anderen Versuchstieren läßt der Aktivitätsverlauf bis zum LD 15:15 h keine Hinweise auf ein Abkoppeln des Aktivitätsrhythmus vom LD-Zeitgeber erkennen. Im Gegensatz zu AoT 4 erstreckte sich die Aktivitätsphase von AoT 5 sowohl im 28- als auch im 30-Stunden-Tag meist über die gesamte Dunkelzeit. AoG 6 verhielt sich dagegen eher wie AoT 4 und nahm hier ebenfalls eine stark positive Phasenlage zum Zeitgeber ein.

Bei der auf 22 Stunden verkürzten Zeitgeberperiodik verschob sich die Hauptaktivitätsphase von AoT 4 (Abb. 13 oben) in den aufeinanderfolgenden Dunkelzeiten kontinuierlich nach rechts. Das deutet daraufhin, daß dieses Tier durch den dargebotenen LD bereits nicht mehr synchronisiert wurde. Dasselbe gilt in verstärktem Maße auch für den LD 10:10 h und den sehr unregelmäßigen Aktivitätsverlauf im LD 9:9 h. AoT 5 und AoG 6 verhielten sich bei den unter 24 Stunden gelegenen Zeitgeberzyklen anders. Ihre Aktivitätsschübe verteilten sich fast immer über die gesamte Dunkelzeit und ließen in keinem Fall ein "Abdriften" der Aktivitätsphase nach rechts erkennen. Lediglich im LD 9:9 h könnte aus einer unregelmäßigen Aktivitätsentwicklung an aufeinanderfolgenden Zeitgeberperioden ähnlich wie bei AoT 4 (Abb. 13

oben), auf Schwierigkeiten bei der Synchronisation geschlossen werden. Demnach scheint sich die untere Grenze des Mitnahmebereichs bei diesen Tieren bis auf einen 20 bis 22-Stunden-Tag zu erstrecken.

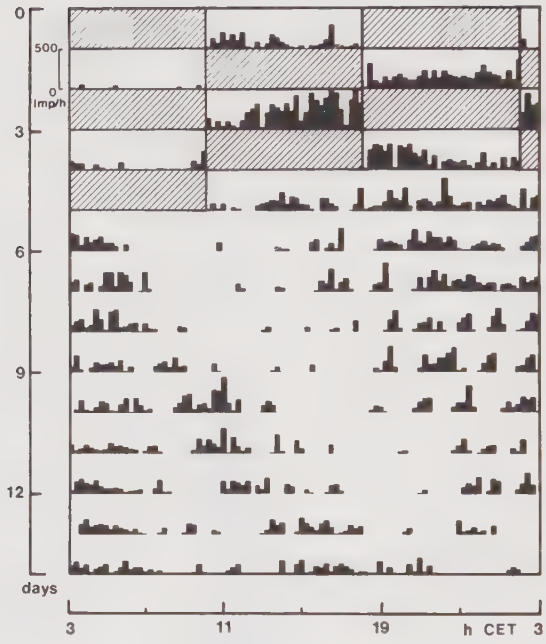

Abb. 14:

Freilaufende circadiane Aktivitätsperiodik eines Nachtaffen (AoT 5) unter Konstantbedingungen (LL = 10^{-1} Lux) im Anschluß an einen LD 8:8 h (10^{2}:10^{-1} Lux). Lichtzeit schraffiert.

Um dieses Ergebnis zu überprüfen, wurde den Affen im Anschluß an den LD 8:8 h Dauerlicht von 10^{-1} Lux geboten. Überall trat sofort ein freilaufender circadianer Rhythmus mit einer Spontanperiode von über 24 Stunden auf. Bei AoT 5 (Abb. 14) betrug τ sogar 25,9 h. Aus der Tatsache, daß der vorausgegangene 16-Stunden-Tag in keinem Fall zu Aftereffects führte, läßt sich schließen, daß die Nachtaffen durch den LD 8:8 h tatsächlich nicht synchronisiert worden waren.

Nachdem beim Menschen gezeigt werden konnte, daß der Körpertemperaturrhythmus einen schmaleren Mitnahmebereich als der Aktivitätsrhythmus hat und es deshalb bei solchen Versuchen zur Bestimmung des Mitnahmebereichs zur internen Desynchronisation kommen kann (ASCHOFF et al. 1969, WEVER 1975), wurde durch einen Zusatzversuch mit AoT 5 überprüft, ob sich das circadiane System der Nachtaffen ähnlich verhält. Dazu wurden dem Tier nacheinander jeweils rechteckige LD-Zyklen von 11,5:11,5 h, 11:11 h und 10,5:10,5 h geboten und simultan Kerntemperatur und Aktivität registriert. Aus Abb. 15, in der das Ergebnis dieses Versuches dargestellt ist, ist zu entnehmen, daß es bei keiner der dargebotenen LD-Relationen zu einer Desynchronisation zwischen den beiden Funktionen kam. Es fällt allerdings auf, daß der Anstieg der KT zu Aktivitätsbeginn dabei - im Gegensatz zum LD 12:12 - fast nie vor dem Lichtwechsel, sondern erst mit oder nach dem ersten Aktivitätsschub erfolgte. Das deutet auf eine veränderte Phasenbeziehung der beiden Rhythmen zueinander und zum jeweiligen Zeitgeberzyklus hin.

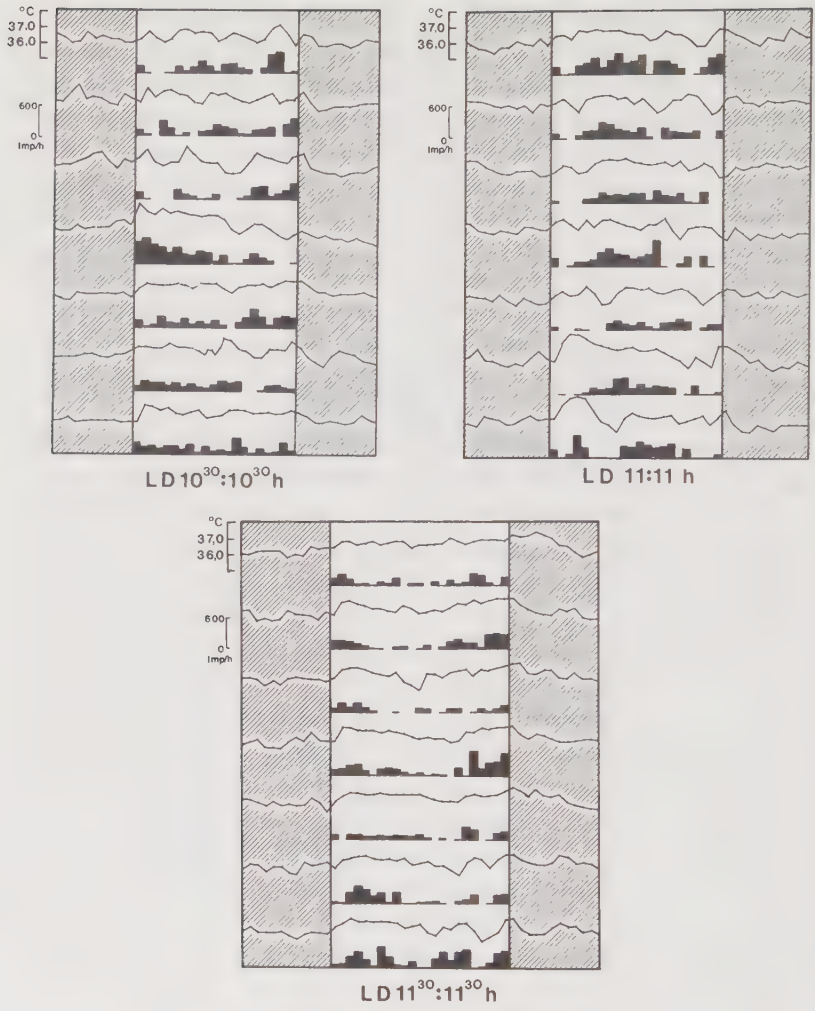

Abb. 15:

Aktivitäts- und Kerntemperaturperiodik eines Nachtaffen (AoT 5) bei verschiedenen LD-Zeitgeberperioden (10^2:10^{-1} Lux). Lichtzeit schraffiert.

3.5 Einfluß 24-stündiger Beleuchtungszyklen mit unterschiedlichem Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnis

Innerhalb ihrer natürlichen Lebensräume müssen sich viele Organismen im Verlauf der periodisch wechselnden Jahreszeiten unterschiedlichen Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnissen anpassen. Dies gilt insbesondere für die auf höheren geographischen Breiten beheimateten Arten. Es fragt sich, inwieweit sich der circadiane Rhythmus von Aotus, einer tropischen Art, die unter ziemlich konstanten Zeitgeberbedingungen lebt, durch 24-stündige Beleuchtungszyklen mit verschiedenen Lichtzeit-:Dunkelzeit-Relationen synchronisieren läßt. Dazu erhielten die Nachtaffen AoG 1, AoG 2 und AoT 3 im VR I in einer Versuchsreihe nacheinander 24-stündige LD-Zyklen von 10^{2}:10^{-1} Lux mit unterschiedlichen Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnissen. Jeweils im Anschluß an einen LD 12:12 lebten die Tiere dabei 10 Tage lang in einem LD 16:8 h, 20:4 h und 22:2 h. Daran schlossen sich die LD-Relationen von 8:16 h, 4:20 h und 2:22 h an.

In Abb. 16 ist zu sehen, daß die Aktivitätsperiodik der Nachtaffen bei jedem Licht-Dunkel-Verhältnis mit dem dargebotenen LD-Wechsel synchronisiert war. Auch bei drastisch verkürzter Dunkelphase blieb die Hauptaktivität der Tiere auf die Dunkelzeit beschränkt. Gleichzeitig kam es im LD 16:8 h, 20:4 h und 22:2 h im zunehmendem Maße auch zu einer Aktivitätsentwicklung auf sehr niedrigem Niveau während der anschließenden Stunden der Lichtzeit. Daraus ist zu entnehmen, daß die Tiere ihren Aktivitätsanfang bei zunehmend verlängerter Lichtzeit auf den Beginn der Dunkelzeit synchronisiert hielten. Die eigentliche circadiane Aktivitätsphase dehnte sich dann immer mehr auf die der kurzen Dunkelphase folgenden Stunden der Lichtzeit aus (im LD 16:8 h: $\bar{x}$ = 2,5 h, im LD 20:4 h: $\bar{x}$ = 8 h, im LD 22:2 h: $\bar{x}$ = 11,5 h). Sie wurde dabei aber durch die direkte Hemmwirkung der hohen L-Beleuchtungsstärke stark maskiert. Da

die Tiere aus Gründen der Standardisierung zwischen den einzelnen Versuchen mit geänderten Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhälnissen immer wieder durch einen LD 12:12 synchronisiert wurden, erfolgte die Rückverschiebung der Aktivitätsphase in der Lichtzeit stets langsam über mehrere Übergangszyklen mit verlängerter Periode. Das bedeutet, daß die dargebotenen LD-Zyklen mit stark verkürzter Dunkelzeit die gleiche Wirkung auf die circadiane Periodik der Tiere hatten,

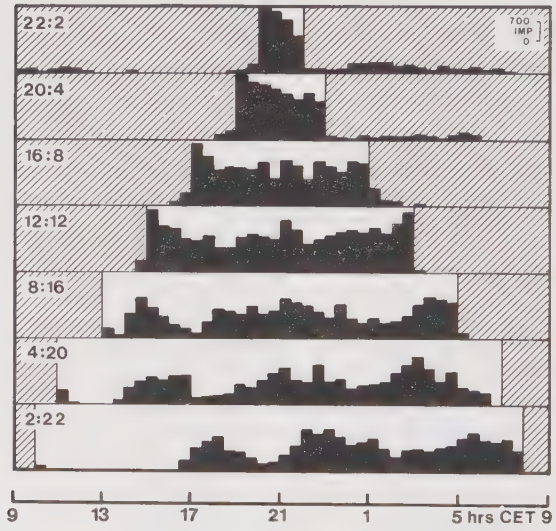

Abb. 16:

Durchschnittliches Aktivitätsmuster (n = jeweils 10 Tage) von Aotus trivirgatus (AoG 2) in 24-stündigen rechteckigen Beleuchtungszyklen (L: 10^2 Lux, D: 10^{-1} Lux) mit verschiedenen Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnissen. Lichtzeit schraffiert.

wie Zeitgeberverschiebungen um den Betrag der jeweiligen Zeitdifferenz zwischen dem Beginn der Dunkelzeit im LD 12:12 und im LD mit anderer Lichtzeit-:Dunkelzeit-Relation.

Die schrittweise Verlängerung der Dunkelzeit von 12 auf 16, 20 und 22 Stunden wurde nicht mit einer entsprechenden Verlängerung der Aktivitätsphase beantwortet. Vielmehr begann die Aktivitätsphase mit zunehmender Dauer der Dunkelzeit immer später. Auch dabei traten jeweils mehrere Übergangszyklen auf, bis eine stabile Phasenlage zum Zeitgeberzyklus erreicht wurde. Sowohl zunehmende Verkürzung als auch Verlängerung der Dunkelzeit eines synchronisierenden 24-stündigen LD-Zyklus führte somit zu einer größer werdenden negativen Phasenwinkeldiffernz zum Zeitgeber. Sie wurde im ersten Fall durch eine Verschiebung des Aktivitätsendes und im zweiten Fall durch eine Verschiebung des Aktivitätsbeginns erreicht.

Um festzustellen, bei welcher Photoperiodendauer die Grenze der Synchronisierbarkeit des Rhythmus liegt, wurde den Affen nach einem LD 0,5:23,5 h (10^2:10^{-1} Lux), bei dem alle drei Versuchsgruppen noch voll synchronisiert waren, eine längere Freilaufperiode im LL von 10^{-1} Lux geboten, an die sich 28 Tage mit einer 5-minütigen Lichtzeit um 18^{00} und ein weiterer LL von 10^{-1} Lux anschlossen. Der in Abb. 17 wiedergegebenen Original-Registrierung ist zu entnehmen, daß die freilaufende circadiane Periodik dieser Affen durch die 5-minütige Photoperiode synchronisiert wurde. Die Aktivität der Tiere endete dabei konstant mit dem Beginn der kurzen Lichtzeit, während der Aktivitätsanfang keine stabile Phasenlage zum Zeitgeber einnahm, sondern sich mehrfach vorverlagerte und wieder zurückverschob. Trotz des synchronisierenden Effekts der 5-minütigen Photoperiode scheinen aber zwei kleinere Aktivitätskomponenten auch weiterhin freigelaufen zu sein.

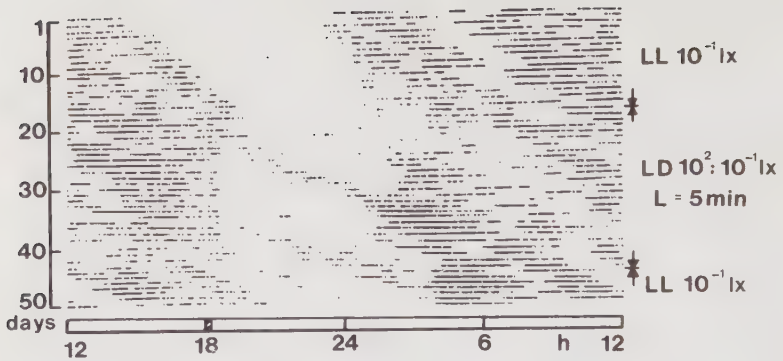

Abb. 17:

Einfluß eines 24-stündigen Licht-Dunkelzyklus mit nur 5 Minuten Lichtzeit von 10^2 Lux auf den freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus (LL = 10^{-1} Lux) von Aotus trivirgatus (AoG 2).

Um die synchronisierende Wirkung der 5-minütigen Photoperiode exakter zu ermitteln, wurden die von den drei Versuchsgruppen erhobenen Daten rechnerischen Periodogrammanalysen unterzogen. Aus den in Abb. 18 dargestellten Diagrammen geht hervor, daß AoG 2 (links) während des dem Synchronisatoionsversuch vorausgehenden Freilaufs im LL von 10^{-1} Lux eine Spontanperiode von 24,3 h hatte. Für die Zeit mit der 5-minütigen Photoperiode ergibt sich dann eine stark ausgeprägte 24-Stunden Komponente, die eine Synchronisation durch den LD anzeigt. Ein zweiter, aber wesentlich schwächerer Peak bei 25,2 h entspricht der in Abb. 17 ersichtlichen Freilaufkomponente. Für die anschließende LL-Phase zeigt sich wieder eine Periode von 24,4 h. Aus den Diagrammen der rechten Seite von Abb. 18 ist ersichtlich,

daß die Tiere der Aotus-Gruppe 1 durch den LD mit kurzer Photoperiode nicht synchronisiert wurden, sondern mit einem τ -Wert von 24,4 h freiliefen. Weil die Spontanperiode unter diesen Bedingungen jedoch deutlich kürzer war als beim vorausgehenden und anschließenden Freilauf im LL von 10^{-1} Lux, ist anzunehmen, daß die 5-minütige Photoperiode hier trotzdem noch eine gewisse verlangsamende Wirkung hatte. Damit übereinstimmend läßt die optische Analyse der Zeitmarkenschreiberaufzeichnung Andeutungen von relativer Koordination erkennen. AoT 3 wurde durch die 5-minütige Lichtzeit dagegen voll synchronisiert. Nach diesen Ergebnissen liegt bei Aotus die Grenze der Synchronisierbarkeit bei einer Photoperiodendauer von ungefähr 5 Minuten.

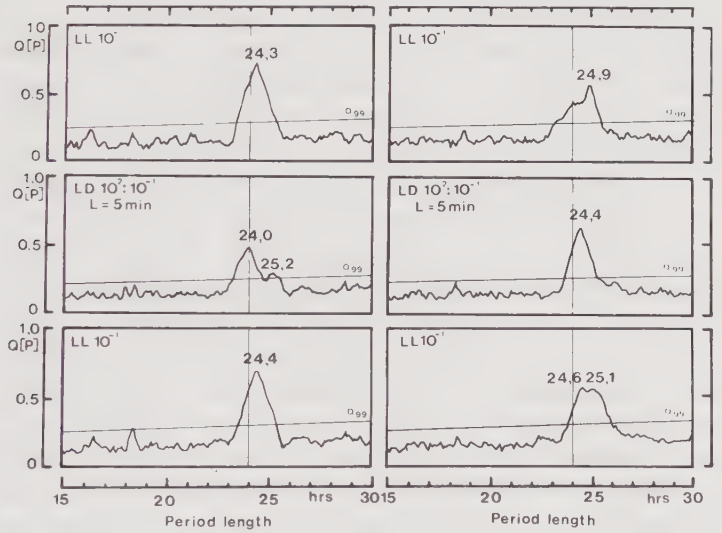

Abb. 18:

Ergebnisse der rechnerischen Periodogrammanalyse von AoG 1 (rechts) und AoG 2 (links) der in einem 18-tägigen LL von 10^{-1} Lux vor (oben) und nach (unten) einem 24-stündigen LD mit 5 Minuten Lichtzeit (200 Lux) erhobenen Daten.

Zur Untersuchung der Fragestellung, inwieweit auch 24-stündige Beleuchtungszyklen mit sehr kurzer Dunkelzeit den Aktivitätsrhythmus von Aotus zu synchronisieren vermögen erhielten alle drei Versuchstiergruppen im Anschluß an einen 22-tägigen LL von 10^{-1} Lux einen LD mit 23,5 Stunden Licht von 10^{-1} Lux (optimale Beleuchtungsstärke) und 0,5 Stunden physiologischer Dunkelheit. Jedoch führten diese Versuchsbedingungen in keinem Fall zur Synchronisation des freilaufenden Rhythmus.

3.6 Einfluß des Niveaus des LD-Zeitgeberzyklus auf die Synchronisation

Das Auftreten der lokomotorischen Aktivität hängt bei Aotus trivirgatus sehr stark von den nächtlichen Beleuchtungsbedingungen ab. Bei Aktivitätsregistrierungen unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen in Kolumbien (ERKERT 1974), sowie bei Laborversuchen (ERKERT 1976 a) konnte ein beleuchtungsbedingtes Aktivitätsoptimum im Bereich von 10^{-1} Lux, der ungefähr der Nachthimmelhelligkeit bei Vollmond entspricht, nachgewiesen werden. Höhere und geringere Lichtintensitäten wirken sich zunehmend aktivitätshemmend aus. Aus diesem Verhalten könnte abgeleitet werden, daß Aotus keine "echte" dunkelaktive, sondern eine dämmerungsaktive Art ist. In diesem Fall sollte sich die Optimumsfunktion der Abhängigkeit der lokomotorischen Aktivität von der Beleuchtungsstärke auch auf die Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik durch den Beleuchtungszyklus auswirken. Ebenso fragt sich, ob dieses Optimum lediglich für die Aktivitätsmenge gilt oder auch für andere Parameter der circadianen Periodik. Nach einem Schrittmacher-Modell der Regulation circadianer Rhythmen von ENRIGHT (1980) sollte man dabei erwarten, daß der Aktivitätsrhythmus der Nachtaffen durch einen LD-Wechsel, bei dem die optimale Beleuchtungsstärke in der Hellphase und aktivitätshemmende,

geringe Beleuchtungsstärken in der Dunkelphase geboten werden, so synchronisiert wird, daß die Aktivitätszeit in die Zeitgeberphase mit der optimalen Helligkeit fällt.

Um dies zu überprüfen wurden zwei unterschiedliche Versuchsprogramme durchgeführt. Im ersten hatten AoG 1, AoG 2 und AoT 3 im Anschluß an einen LD 12:12 (10^{2}:10^{-1} Lux) eine 14-tägige Freilaufperiode im LL von 10^{-1} Lux und erhielten danach einen LD 12:12 mit der optimalen Helligkeit von 10^{-1} Lux in der Licht- und einer suboptimalen Beleuchtungsstärke von 10^{-3} Lux in der Dunkelphase. Bei dem zweiten Versuchsansatz wurde bei AoT 4, AoT 5 und AoG 6 ein LD 12:12 von 10^{2}:10^{-1} Lux abrupt in einen LD 12:12 von 10^{-1}:10^{-3} Lux abgeändert (Abb. 20). Dabei wurde die ursprüngliche Dunkelphase von 10^{-1} Lux bei gleichbleibender Beleuchtunsgstärke zur neuen Lichtphase und die frühere Lichtphase mit 10^{2} Lux durch Reduktion der Beleuchtungsstärke auf 10^{-3} Lux zur neuen Dunkelzeit.

In Abb. 19 ist als charakteristisches Beispiel die Reaktion von AoG 1 dargestellt. Die Aktivitätsphase der Affen war im LD-Wechsel von 10^{2}:10^{-1} Lux zunächst voll synchronisiert. Im LL von 10^{-1} Lux zeigte sich ein freilaufender circadianer Rhythmus von 24,5 h, der dann durch den anschließenden LD-Wechsel von 10^{-1}:10^{-3} Lux so synchronisiert wurde, daß die Aktivitätsphase nach 8 verlängerten Übergangszyklen in die Dunkelheit fiel. Auffällig ist dabei, daß sich die Aktivität der Tiere unter diesen LD-Bedingungen jeweils stark auf die Zeiten unmittelbar vor und nach dem Beleuchtungswechsel konzentrierte. Das war im darauffolgenden LD 12:12 von 10^{2}:10^{-1} Lux dann nicht mehr der Fall.

Die im zweiten Versuchsansatz mit den Versuchsgruppen AoT 4, AoT 5 und AoG 6 erzielten Ergebnisse entsprachen dem Verhalten der anderen Tiere. Abb. 20 zeigt den Aktivitätsrhyhthmus von AoT 4 vor und nach dem Übergang vom LD 12:12 (10^{2}:10^{-1} Lux) zum LD 12:12 mit 10^{-1}:10^{-3} Lux. Auch hier erfolgte

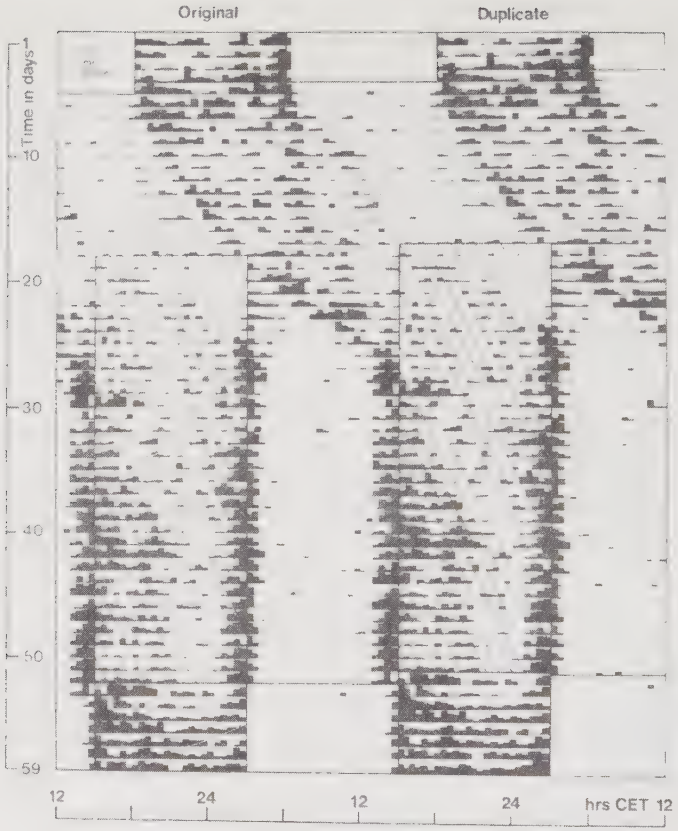

Abb. 19:

Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik von Aotus trivirgatus (AoG 1) durch 12:12 stündige Beleuchtungszyklen mit verschiedenen Licht-Dunkel-Intensitäten. 1.- 4. Tag: LD 12:12 (10^{2}:10^{-1} Lux), 5.- 18. Tag: LL 10^{-1} Lux, 19.- 52. Tag: LD 12:12 (10^{-1}:10^{-3}Lux), 53.- 59. Tag: LD 12:12 (10^{2}:10^{-1} Lux). Freie Flächen = 10^{2} Lux, punktierte Flächen = 10^{-1} Lux, schraffierte Flächen = 10^{-3} Lux.

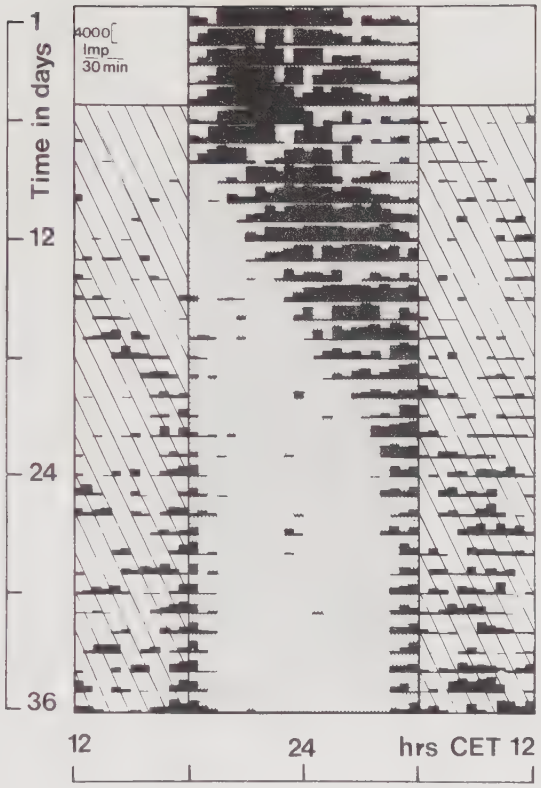

Abb. 20:

Aktivitätsperiodik eines Aotus-♂ (AoT 4) im LD 12:12 mit 10^{2}:10^{-1} Lux und 10^{-1}:10^{-3} Lux. Freie Flächen = 10^{2} Lux, punktierte Flächen = 10^{-1} Lux, schraffierte Flächen = 10^{-3} Lux.

die Synchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik des Nachtaffen durch die dargebotenen Beleuchtungszyklen so, daß die Aktivitätsphase in die dunklere Phase des LD-Wechsels fiel. Der vorgegebene Beleuchtungswechsel kam für den synchronisierten Aktivitätsrhythmus der Tiere offenbar einer Inversion des Zeitgeberzyklus gleich, der entsprechend der über 24 Stunden gelegenen Spontanperiode von Aotus eine verhältnismäßig lange Resynchronisationsphase

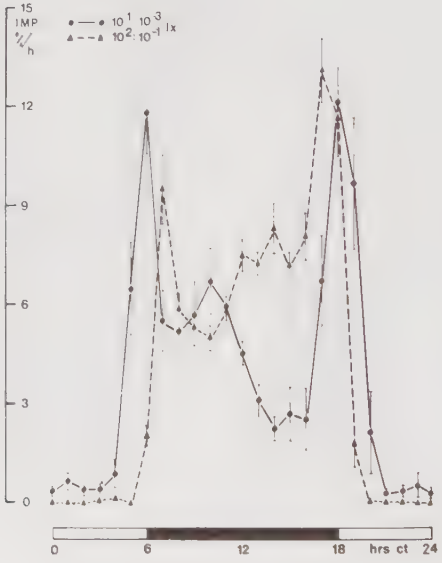

Abb. 21:

Durchschnittsaktogramme von Aotus trivirgatus. Mittelwerte und Standardabweichungen über n = 6 Versuchsgruppen und n' = jeweils 10 Tage von AoG 1 - 6 im LD 12:12 von 10^{2}:10^{-1} Lux (gestrichelte Kurve) und von 10^{-1}:10^{-3} Lux (durchgezogene Kurve).

mit verlängerten Übergangszyklen folgte. Aus Abb. 19 und 20 wird ersichtlich, daß die Aktivität der Affen in dem Maß gehemmt wurde, wie sich die Aktivitätsphase in die neue Dunkelzeit verschob. Alle Tiere kompensierten diese Dunkelhemmung ihrer Aktivität durch die suboptimale Beleuchtungsstärke, indem sie sowohl den Aktivitätsbeginn als auch das Aktivitätsende rund ein-einhalb bis zwei Stunden in die Lichtzeit verlagerten, in der die für sie optimale Beleuchtungsstärke von 10^{-1} Lux herrschte. Diese Aktivitätsverschiebung wird beim Vergleich der über alle Tiere gemittelten Durchschnittsaktogramme im LD 12:12 von 10^{2}:10^{-1} Lux (gestrichelte Kurve) und von 10^{-1}:10^{-3}lux (durchgezogene Kurve) in Abb. 21 deutlich. Im LD von 10^{-1}:10^{-3} Lux traten die beiden Maxima des bimodalen Aktivitätsmusters im Gegensatz zum LD von 10^{2}:10^{-1} Lux schon vor Beginn, bzw. mit Beendigung der D-Phase auf. Im LD von 10^{-1}:10^{-3} Lux fielen deshalb immerhin 35 $\pm$ 5% der durchschnittlichen Gesamtaktivität pro Tag in die Lichtphase.

3.7 Resynchronisationsverhalten im LD 12:12 und im LD 8:16 h

Ein weitere Parameter zur Charakterisierung der circadianen Periodik von Aotus trivirgatus und ein Indikator für eine starke, bzw. schwache Koppelung der freilaufenden Periodik an den jeweiligen Zeitgeber ist das Resynchronisationsverhalten nach plötzlicher Phasenverschiebung des LD-Zeitgebers. Die Resynchronisationszeit hängt sowohl von der Richtung, in die der Zeitgeberzyklus verschoben wird ab (WEVER 1966, ASCHOFF 1978, ASCHOFF et al. 1975), als auch von der Zeitgeberstärke und der Stärke der biologischen Schwingung (ERKERT 1976 b, POHL 1978, HOFFMANN 1969).

Bei AoG 1, AoG 2 und AoT 3 wurden die Resynchronisationszeiten der Aktivitätsperiodik sowie des Freßverhaltens nach 8 Stunden positiver und negativer Phasenverschiebung eines

LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux) und eines LD 8:16 h (10^2:10^{-1} Lux) ermittelt. Vor der Rückverschiebung ($\Delta \Phi = -8$ h) und der Vorverlagerung ($\Delta \Phi = +8$ h) lag in jedem Fall ein Zeitraum von mindestens vier Wochen. Dadurch sollte sich der Einfluß von störenden after-effects (PITTENDIGH und DAAN 1976 a) auf die darauffolgende Resynchronisation auf ein Minimum beschränken.

In Abb. 22 ist der Aktivitätsverlauf der Lokomotion (links) sowie des Freßverhaltens (rechts) von AoG 2 nach Verschiebung des LD 12:12 um $\Delta \Phi = +8$ h (oben) und um $\Delta \Phi = -8$ h (unten) dargestellt. Während der Übergangszyklen, die benötigt wurden, um die Aktivitätsperiodik dem neuen vorverlagerten Zeitgeber anzupassen, verschob sich der Beginn der Hauptaktivitätsschübe bei allen Versuchsgruppen stetig nach vorn. Die beiden letzten Drittel der Aktivitätsphase wurden durch die hohe Beleuchtungsstärke der vorverlagerten Lichtzeit so stark maskiert, daß sich das Vorschieben des Aktivitätsendes nur an Hand einzelner schwach ausgeprägter Aktivitätsschübe erkennen läßt.

Bei der Resynchronisation des Freßverhaltens traten größere Unterschiede zwischen den drei Versuchsgruppen auf. Abb. 22 zeigt rechts oben, daß diese Affen schon am ersten Tag nach der Zeitgeberverschiebung bei Beginn der Dunkelzeit fraßen, und daß schon ab dem zweiten Tag ein ähnliches Muster der Freßaktivität auftrat wie vor der Zeitumstellung. Im Gegensatz dazu hatten Lokomotion und Freßaktivität von AoG 1 und AoT 3 einen übereinstimmenden Resynchronisationsverlauf.

Auf den delay-Phasensprung (Abb. 22 unten) reagierten die Affen mit einigen verlängerten Übergangszyklen, wobei der Aktivitätsbeginn durch die starke Lichthemmung maskiert war. Bei allen Tieren war die Resynchronisation mit dem vierten Tag abgeschlossen. Die Resynchronisation der Freßaktivität entsprach in allen Fällen derjenigen der motorischen Aktivität.

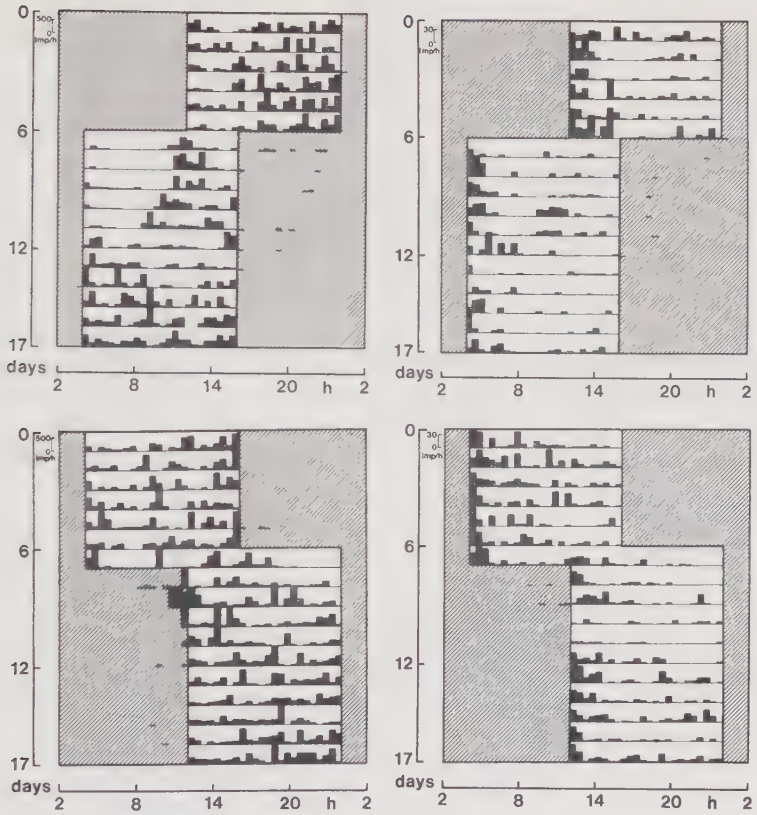

Abb. 22:

Verlauf der Resynchronisation der motorischen Aktivität (linke Seite) und der Freßaktivität (rechte Seite) von Aotus trivirgatus (AoG 2) nach Phasenverschiebung eines LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux) um $\Delta \Phi$ = + 8 h (oben) und um $\Delta \Phi$ = - 8 h (unten). Lichtzeit schraffiert.

Gegenüber der Phasenverschiebung um $\Delta \Phi = + 8$ h zeigte sich der erwartete Asymmetrie-Effekt. Die Resynchronisationszeit für die delay-Verschiebung war um zwei bis drei Tage kürzer als für die advance-Verschiebung (Tab. 4). Dieses Ergebnis entspricht somit auch der Aussage des Oszillator-Modells von WEVER (1966), das für dunkelaktive Arten mit freilaufender Periodenlänge von mehr als 24,5 h eine kürzere Resynchronisationszeit für eine delay- als für eine advance-Verschiebung postuliert.

Abb. 23 zeigt ein Beispiel für den Resynchronisationsverlauf nach einer positiven und negativen Phasenverschiebung eines LD mit 8 Stunden Licht- und 16 Stunden Dunkelzeit. Wie auch nach der Vorverlagerung im LD 12:12 schob sich hier der Aktivitätsbeginn nach der Umstellung jeden Tag um eine halbe bis eine Stunde näher an den Anfang der neuen Dunkelzeit, während das Aktivitätsende bei allen

Tab. 4:

Dauer der Resynchronisation des circadianen Aktivitätsrhythmus von Aotus trivirgatus im LD 12:12 und LD 8:16 h nach 8 Stunden Vorverlagerung ($\Delta \Phi = + 8$ h) und 8 Stunden Rückverschiebung ($\Delta \Phi = - 8$ h).

Versuchsgruppe	LD 12:12		LD 8:16	
	$\Delta \Phi = + 8$ h	$\Delta \Phi = - 8$ h	$\Delta \Phi = + 8$ h	$\Delta \Phi = - 8$ h
AoG 1	5	3	12	6
AoG 2	5	2	10	4
AoT 3	6	3	11	5

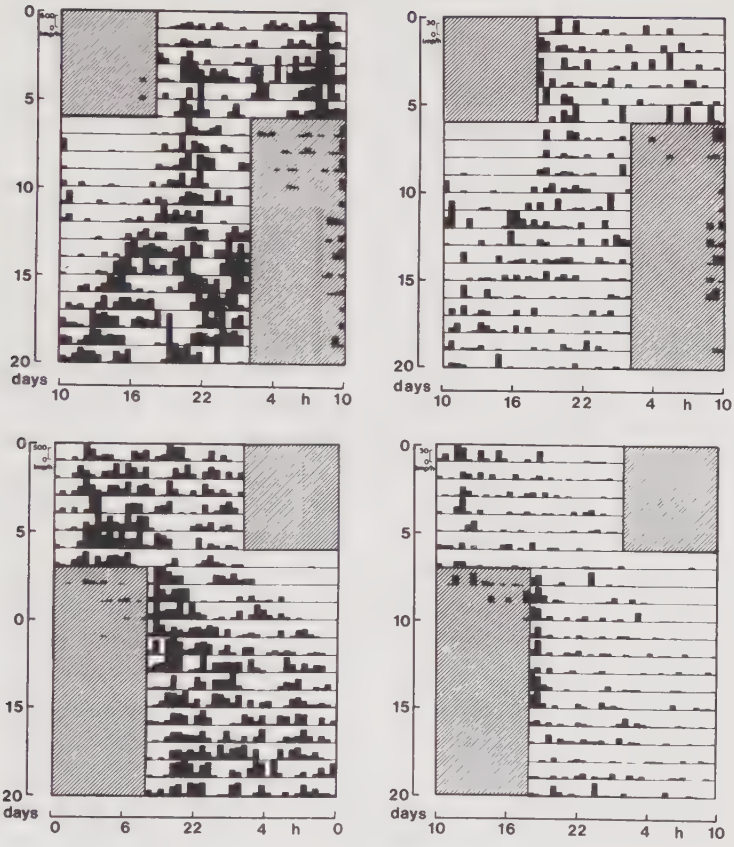

Abb. 23:

Verlauf der Resynchronisation der motorischen Aktivität (linke Seite) und der Freßaktivität (rechte Seite) von Aotus trivirgatus (AoG 1) nach Phasenverschiebung eines LD 8:16 h (10^2:10^{-1} Lux) um $\Delta \Phi$ = + 8 h (oben) und um $\Delta \Phi$ = - 8 h (unten). Lichtzeit schraffiert.

Versuchsgruppen durch die hemmende Lichtwirkung weitgehend maskiert war. Die Aktivitätsschübe, die während der ganzen Versuchsphase nach der Vorverschiebung des LD zwischen 8 und 10 Uhr morgens noch vor dem Lichtwechsel auftraten, gingen sehr wahrscheinlich auf die mit dem morgendlichen Beginn der Arbeitszeit im Tierpflegebereich verbundenen akustischen Störungen zurück.

Bei der Resynchronisation des Freßverhaltens traten auch im LD 8:16 h die im LD 12:12 beobachteten Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchsgruppen auf. Die Vorverlagerung der Freß- und der motorischen Aktivität verlief bei AoG 1 weitgehend synchron, während die Tiere von AoG 2, wie in Abb. 22 oben rechts für den LD 12:12 gezeigt, schon ab dem ersten Tag nach der Zeitgeberverschiebung gleich nach Beginn der neuen Dunkelzeit zu fressen begannen.

Nach dem advance-Phasensprung scheint bei AoG 1 eine unterschiedliche Resynchronisationszeit für Aktivitätsbeginn (4 Tage) bzw. Aktivitätsende (8 Tage) zu bestehen. Allerdings wiesen die ersten Stunden der Aktivität erst ab dem achten Tag das gleiche Muster wie vor der Umstellung auf. Ähnliches gilt auch für die Freßaktivität. Gegenüber der Zeitgeberverschiebung um $\Delta \Phi = + 8$ h war die Resynchronisationsdauer hier um 5 bis 6 Tage kürzer. Die in Tab. 4 zusammengefaßten Ergebnisse zeigen, daß bei einem Lichtzeit-: Dunkelzeit-Verhältnis von 8:16 h eine deutlich größere Zahl von Übergangszyklen zur Resynchronisation als bei einem LD von 12:12 h benötigt wird und diese LD-Relationen somit einen schwächeren Zeitgeber für das circadiane System der Nachtaffen darstellt.

4. DISKUSSION

Aotus trivirgatus ist auch im künstlichen LD 12:12 von 10^2:10^{-1} Lux eindeutig als dunkelaktive Art zu klassifizieren. Dies deckt sich sowohl mit Freilandbeobachtungen von WRIGHT (1978) als auch mit Ergebnissen unter seminatürlichen Bedingungen (ERKERT 1976 a). Übereinstimmungen konnten nur nicht in Bezug auf die Präzision des Timings von Aktivitätsbeginn und -ende festgestellt werden. Dies dürfte aber auf den dargebotenen Rechteck-LD, d.h. auf das Fehlen eines der Abend- bzw. Morgendämmerung entspechenden allmählichen Abfalls und Anstiegs der Beleuchtungsstärke zurückzuführen sein. Auch in ihrem natürlichen Lebensraum verbringen die Affen die beiden ersten Stunden ihrer nächtlichen Aktivitätsphase hauptsächlich mit Futtersuche und Fressen. Anschließend erfolgt eine stetige Zunahme der lokomotorischen Aktivität und eine kontinuierliche Verminderung der Freßaktivität. Allerdings tritt unter natürlichen Lebensbedingungen ein stärkeres Ansteigen der Freßaktivität gegen Morgen auf. Dies könnte zum einen dadurch bedingt sein, daß sich die Tiere im Freiland mehr bewegen und dadurch einen höheren Energiebedarf haben, und zum anderen dürfte die im Laborversuch dargebotene Diät nährstoffreicher sein als das Nahrungsangebot im Biotop.

Die interindividuelle Variation des Tagesmusters ist bei der Freßaktivität insgesamt größer als bei der lokomotorischen Aktivität. Zu dem Einfluß von Alters- (ASCHOFF 1957) und Geschlechtsunterschieden (WOLLNIK 1985) auf die Ausbildung der Aktivität ist gerade bei Primaten zu berücksichtigen, daß der Freßrhythmus durch Artgenossen stimuliert und synchronisiert werden kann (ROHLES 1971). In Abb. 2 rechts oben ist zu erkennen, daß die Affen , die zu mehreren in einem Käfig gehalten werden, zu Beginn der Dunkelzeit einen größeren Freßschub aufweisen als ihre einzeln gehaltenen Artgenossen.

In Bezug auf die Körpertemperatur bilden die Primaten eine heterogene Gruppe. Nachtaktive Prosimiae zeichnen sich im allgemeinen durch eine niedrigere Kerntemperatur aus als die tagaktiven Simiae (MÜLLER 1983). Von Aotus trivirgatus, der von WHITTOW (1979) auf Grund seiner 22,4 - 46,2% unter dem für Säuger dieser Größe liegenden Wert der Stoffwechselrate wie viele Prosimiae als hypometabole Art eingeordnet wird, sollten daher den Prosimiae entsprechend niedrige Temperaturwerte erwartet werden. Die ermittelten relativ niedrigen Werte für die Ruhezeit (36,3°C), sowie die Maximalwerte bis teilweise 38,3°C am Ende der Dunkelzeit lassen jedoch keine eindeutige Zuordnung zu einer der beiden Primatengruppen zu. Diese Werte liegen etwas niedriger als die von HOBAN et al. (1985) , die bei Aotus telemetrisch eine mittlere KT von 37,8°C mit einem Nachtmaximum von 38,5°C und einem Tagesmaximum von 37,0°C feststellten. Unterschiede zu den von LE MAHO et al. (1981) im Rahmen von Stoffwechseluntersuchungen gefundenen Werte (Mittelwert: 38,0°C ohne festzustellende Tag- und Nachtschwankungen) dürften durch die Methode bedingt sein. So konnte GEORGIEV (1978) bei Ratten schon allein durch das "handling" der Tiere beim Wiegen und Messen einen Temperaturanstieg bis zu 0,7°C verzeichnen. Unter diesem Aspekt läßt sich vielleicht auch verstehen, daß die von WEXLER und MOORE-EDE (1985) telemetrisch gemessenen Temperaturwerte für das Totenkopfäffchen um rund 0,5°C niedriger liegen als die von FULLER et al. (1979) gewonnenen Werte, bei denen die Affen in einem "monkey-chair" fixiert waren. Darüberhinaus wird ein Vergleich von absoluten Temperaturwerten dadurch erschwert, daß die tagesperiodische Aktivitätsentfaltung von Lokomotion und Freßverhalten die Schwankungen der KT zum Teil überlagern kann. Auf diese maskierende Wirkung der Aktivität sollen nach WEVER (1985) und GANDER und MOORE-EDE (1983) beim Menschen bzw. bei Saimiri sciureus fast die Hälfte der tagesperiodischen KT-Schwankungen zurückzuführen sein.

Ein Vergleich des tagesperiodischen KT-Musters von Aotus mit dem von Saimiri (WEXLER und MOORE-EDE 1985) zeigt, daß zwar bei beiden Arten kurzperiodische Schwankungen auftreten, daß aber das Gesamtmuster bei Saimiri nicht bimodal ist wie bei Aotus, sondern einen unimodalen Verlauf hat. Nach einem ziemlich abrupten Anstieg zu Aktivitätsbeginn bleibt die Temperatur von Saimiri bis zum Abfall zu Aktivitätsende erstaunlicherweise fast auf dem gleichen Niveau. Ob dieser gegenüber Aotus deutlich abweichende Temperaturverlauf einen echten artspezifischen Unterschied charakterisiert und mit der tagaktiven Lebensweise dieser Spezies korreliert oder aber lediglich auf die verschiedenen Registriermethoden zurückzuführen ist, ließe sich nur an Hand ausgedehnter Vergleichsuntersuchungen klären.

Da alle Affen bei sämtlichen LL-Bedingungen eine von 24 Stunden abweichende Spontanperiodik hatten, muß auch bei Aotus trivirgatus dem tagesperiodischen Wechsel von Aktivität und Ruhezeit ein endogener circadianer Rhythmus zugrunde liegen. Gezeigte circadiane Rhythmen sind immer das Resultat einer komlexen exogenen und endogenen Beeinflußung des circadianen Schrittmachersystems. Neben ihrer Wirkung als Zeitgeber, der die Synchronisation des endogenen Rhythmus mit den sich periodisch ändernden Umweltbedingungen ermöglicht, können bestimmte Umweltfaktoren, wie z.B. vor allem das Licht die verschiedenen circadianperiodischen Funktionen zusätzlich auch noch direkt beeinflußen. Diese Direktwirkung der Beleuchtungsstärke zeigt sich bei Aotus auch unter Konstantbedingungen in einem Aktivitätsoptimum bei 10^{-1} Lux. TOKURA und HIRAI (1981) fanden bei Aotus im LL von 100 Lux zwar ebenfalls eine längere Spontanperiode als im LL 0,1 Lux, konnten aber keinen signifikanten Unterschied in der Aktivitätsmenge feststellen. Das könnte aber darauf zurückzuführen sein, daß eine Lichtintensität von weniger als 0,1 Lux bereits wieder außerhalb des für Aotus optimalen Helligkeitsbereichs liegt.

Mit ihrer gegenüber LL von 10^{-1} Lux längeren Spontanperiode bei 10^{2} und bei 10^{-3} Lux, der jeweils höchsten Aktivitätsmenge und der kürzesten Aktivitätszeit bei 10^{-1} Lux entspricht das Verhalten der untersuchten Affen der Aschoff'schen Circadian-Regel nur teilweise. Nachdem inzwischen vor allem bei den lichtaktiven Simiae (ASCHOFF 1979, SULZMAN et al. 1981) und auch bei dunkelaktiven Halbaffen (SCHANZ in Vorb.) mehrere Arten bekannt sind, bei denen die Parameter der circadianen Periodik (insbesondere τ) nicht die von dieser Regel postulierten tonischen Lichteffekte zeigen, stellt sich die Frage, ob sich die Primaten als Gruppe anders verhalten als die anderen Säugetiere und insgesamt keine Abhängigkeit der Spontanperiodik von der Beleuchtungsstärke aufweisen.

Die Simultanregistrierung von Lokomotion, Freßverhalten und Kerntemperatur ergab bei dem untersuchten Aotus-♀ im LL von 10^{-1} Lux keine und im LL von 10^{2} Lux keine eindeutigen Hinweise auf interne Desynchronisation. HOBAN et al. (1985) kommen bei Aotus zu dem gleichen Ergebnis. Ansonsten decken sich ihre Ergebnisse aber nur teilweise mit den vorliegenden Befunden. Bei 0,1 Lux finden sie zwar ebenfalls einen deutlichen tagesperiodischen Verlauf der KT mit Maximalwerten von 38,0°C und Minimalwerten von 36,7°C, jedoch liegt die von ihnen für die Wasseraufnahme und die KT ermittelte Spontanperiode mit 23,5 h deutlich unter 24 Stunden. Diese für Aotus bisher noch nicht beschriebene kurze Spontanperiode wird unter Bezugnahme auf eine offenbar falsch interpretierte Angabe von ASCHOFF (1979) damit erklärt, daß Tiere die in Gruppen zusammenleben eine längere Periode haben, als einzeln gehaltene Tiere. Eine derartige Begründung der Diskrepanz ihrer Befunde gegenüber den in Abb. 19 wiedergegebenen Daten aus ERKERT und THIEMANN (1983) ist jedoch insofern nicht stichhaltig, als in der vorliegenden Arbeit nicht nur die in Gruppen gehaltenen Tiere sondern auch die einzeln lebenden

Affen immer eine über 24 h gelegene Spontanperiode hatten. Da HOBAN et al. leider keine Angaben darüber machen, zu welchem der zahlreichen Karyotypen von Aotus ihre Versuchstiere gehören, läßt sich nicht entscheiden, ob sie wirklich mit der gleichen Art oder Unterart von Aotus gearbeitet haben. Möglicherweise unterscheiden sich die verschiedenen Aotus-Karyotypen nicht nur in der Chromosomenzahl, ihrem Habitus und im Verhalten voneinander, sondern auch hinsichtlich des Bereichs, in dem sich ihre circadiane Spontanperiode bewegt.

Im Gegensatz zu der aus Abb. 7 (unten) eindeutig ersichtlichen und sehr regelmäßigen circadianen Periodik der KT von AoT 5 trat bei den von HOBAN et al. untersuchten Nachtaffen im LL von 10^2 Lux kein klarer Temperaturrhythmus mehr auf, sondern nur ein unregelmäßiges Muster und eine Reduktion der Schwingungsbreite. Eine Verringerung der Amplitude des freilaufenden KT-Rhythmus tritt im LL von 10^2 Lux auch bei AoT 5 auf. Größere Abweichungen des Temperaturverlaufs vom Aktivitätsverlauf könnten darauf hindeuten, daß die circadiane Periodik der KT bei 10^2 Lux nicht (mehr) so eng mit denen der lokomotorischen Aktivität und der Nahrungsaufnahme gekoppelt ist, wie bei 10^{-1} Lux. Bei den von HOBAN et al. untersuchten Affen ist im LL von 10^2 Lux beim Trinkverhalten nach 26 Tagen kein circadianer Rhythmus mehr zu erkennen. Dies entspricht insofern den vorliegenden Ergebnissen, als hier alle Affen ihre Freßaktivität bei der hohen Beleuchtungsstärke sehr reduzieren und an manchen Tagen fast nichts fressen.

In einer Übersicht über die Abhängigkeit der circadianen Periode von verschiedenen Faktoren weist ASCHOFF (1979) daraufhin, daß zumindest bei einigen Arten die ♂♂ eine kürzere Spontanperiode haben als ♀♀, daß τ bei einzeln gehaltenen Tieren größer ist als bei in Gruppen lebenden und daß sich die Periode mit zunehmendem Alter des Individuums verkürzt. Die in Abb. 9 dargestellten Ergebnisse einer Lang-

zeitregistrierung (150 Tage) im LL von 10^{-1} Lux könnten damit insofern übereinstimmen, als hier das ♂, das zugleich das älteste Versuchstier war, eine kürzere und sich im Laufe der Zeit weit weniger verändernde Periodenlänge hatte, als die anderen wesentlich jüngeren weiblichen Versuchstiere. Zudem war τ bei dem einzeln lebenden ♀ (AoT 5) durchweg größer als bei den gemeinsam gehaltenen Affen der AoG 6.

Seit der ersten Beobachtung eines "splittings" des freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus in zwei Komponenten beim Goldhamster (PITTENDRIGH 1960) wurde dieses Phänomen vor allem in den letzten Jahren wiederholt auch bei anderen Arten beschrieben (CARPENTER und GROSSBERG 1985). Es gilt bisher als stärkster Indikator und Bestätigung der Zwei-Oszillator-Hypothese von Pittendrigh (PITTENDRIGH und DAAN 1976 c, DAAN und BERDE 1978). In neurobiologischen Untersuchungen konnten BOULUS und TERMAN (1979) und PICKARD und TUREK (1982) zeigen, daß sich das "splitting" des circadianen Aktivitätsrhythmus im LL bei Ratten durch vollständige und bei Hamstern durch einseitige Läsion der suprachiasmatischen Nuclei (SCN) aufheben läßt. Daraus wurde dann auf eine Interaktion der bilateral ausgebildeten und für die Entwicklung eines circadianen Aktivitätsrhythmus (mit)verantwortlichen suprachiasmatischen Kerne geschlossen.

Interessanterweise ließ sich bei der lichtaktiven Primatenspezies Callithrix jacchus (ERKERT et al. 1986) nachweisen, daß die Aufspaltung der Spontanperiode eines Versuchstieres auch sozial durch die mit anderen Periodenlängen freilaufenden Artgenossen in den Nachbarkäfigen induziert werden kann. In diesen Fällen handelte es sich nicht um ein "echtes splitting" sondern lediglich um eine soziale Maskierung. Gleichzeitig trat jedoch auch relative Koordination, d.h. eine durch den Sozialkontakt induzierte vorübergehende Änderung der Periodenlänge auf. Bei dem in Abb. 10 abgebildeten Aktivitätsrhythmus des jungen ♀ AoT 5

könnte es sich um ein ähnliches Phänomen gehandelt haben. Sowohl aus Abb. 9 wie auch beim Vergleich der Periodenlängen aller drei Versuchsgruppen in Tab. 3 wird deutlich, daß die Spontanperiode dieses Tieres immer länger war als die der im gleichen Raum untergebrachten und optisch, aber nicht akustisch isolierten Affen (AoT 4, AoG 6). Es ist durchaus denkbar, daß AoT 5 während der gesamten Versuchsphase "versucht hat" seinen wesentlich langsamer freilaufenden circadianen Aktivitätsrhythmus mit dem der anderen Tiere zu synchronisieren. Immer dann, wenn es die Phasenbeziehung des eigenen Rhythmus zu dem der anderen Tiere zuließ (z.B. um den 20. Tag) reagierte das Tier mit zusätzlichen Aktivitätsschüben. Bei dem um den 50. und 80. Versuchstag gezeigten Verhalten scheint es sich dagegen eher um ein echtes - möglicherweise zwar durch den sozialen Einfluß der Artgenossen induziertes - "splitting" durch Entkoppelung von Aktivitätsbeginn und -ende gehandelt zu haben. Auf Grund dieser Befunde wäre es wohl ratsam, alle bisher festgestellten Fälle von "splitting" auf die Möglichkeit sozialer Maskierung oder Induktion hin zu überprüfen. Um im Einzelfall von vorne herein sicher zu gehen, sollten die Versuchstiere deshalb grundsätzlich optisch, akustisch und olfaktorisch voll von einander isoliert gehalten werden.

Der Gesamtverlauf der für Aotus trivirgatus ermittelten PRC (Abb. 16) entspricht mit seinen "delays" in der frühen und den "advances" in der späten subjektiven Nacht im wesentlichen dem der bisher für andere dunkelaktive Säugetierarten erstellten Kurven (MOORE-EDE et al. 1982). Erstaunlicherweise weist die für das lichtaktive Totenkopfäffchen von HOBAN und SULZMAN (1985) ermittelte PRC für das Trinkverhalten einen ähnlichen Verlauf auf. Allerdings reagieren die Nachtaffen, und in vergleichbarer Weise auch Saimiri sciureus, auch auf Lichtpulse während des subjektiven Tages mit leichten advances, wo das circadiane Sys-

tem anderer dunkelaktiver Arten unempfindlich gegenüber Störlicht ist. Möglicherweise ist dieses abweichende Verhalten dadurch zu erklären, daß bei der Synchronisation der circadianen Periodik durch Licht nicht nur dessen differentielle sondern auch seine proportionale Wirkung eine Rolle spielt.

Nach der Vorstellung des PRC-Modells zur Synchronisation circadianer Rhythmen (DAAN und PITTENDRIGH 1976) sollte bei Arten mit einer vorwiegend über 24 Stunden gelegenen Spontanperiode der advance- Teil stärker ausgeprägt sein als der delay-Teil. Das ist auch bei der für Aotus ermittelten PRC der Fall. Eine eindeutige Beziehung zwischen der individuellen Spontanperiode und der Größe der Phasenverschiebung bei den jeweiligen Lichtpulsen, die ebenfalls zu fordern wäre, besteht aber bei Aotus nicht. Es fällt lediglich auf, daß gerade das Tier (AoT 4), das die konstanteste und am wenigsten von 24 Stunden abweichende Periodenlänge aufwies und somit wahrscheinlich das stabilste und inflexibelste circadiane Schrittmachersystem hatte, die größten delays und advances zeigte. Allerdings traten bei allen Individuen - wie auch bei vielen anderen Arten (Zus. KLEINKNECHT 1986)- nach den Lichtpulsen oft Frequenzänderungen auf, die aber in keinem Fall eine Phasenspezifität erkennen ließen. Kurze Störlichtpulse führen also auch bei Aotus nicht nur zu einer Phasenverschiebung, sondern können auch Änderungen der Periodenlänge zur Folge haben.

Das Verhalten des circadianen Timing-Systems unter von 24 Stunden abweichenden Zeitgeberperioden gibt Auskunft über die Stabilität bzw. Flexibilität des endogenen Schrittmacher-Systems. Bei den untersuchten Nachtaffen waren die Grenzen des Mitnahmebereichs individuell verschieden. Wegen der stark ausgeprägten Lichtmaskierung beschränkte sich die Aktivität der Tiere immer auf die Dunkelzeit. Erwartungsgemäß wies das alte ♂ AoT 4, bei dem sich auch die Spontanperiode am wenigsten änderte, auch den schmalsten

Mitnahmebereich von rund 20 - 26 Stunden auf (Abb. 13), während das Tier mit der größten Variabilität der Spontanperiode (AoT 5) selbst im 20- und im 30-Stunden-Tag noch synchronisiert zu sein schien. Da bei diesem Tier auch die KT im 21-Stunden-Tag noch zeitgeber- und aktivitätsbezogene Tag-Nacht-Schwankungen aufwies, läßt sich keine Aussage darüber machen, ob der KT-Rhythmus bei Aotus - ähnlich wie beim Menschen (WEVER 1979)- primär über ein anderes circadianes Schrittmacher-System gesteuert wird als der Aktivitätsrhythmus. Einziger Hinweis darauf, daß dies doch der Fall sein könnte und sich die circadiane Periodik der Nachtaffen in dieser Hinsicht nicht grundsätzlich anders verhält als die des Menschen, sind die schon im LD 11:11 h beobachteten Änderungen der Phasenbeziehung zwischen den beiden Ryhthmen und die im LL von 10^2 Lux auftretenden Unterschiede in der Spontanperiode.

Die Grenzen des Mitnahmebereichs scheinen bei Saimiri ähnlich zu liegen wie bei Aotus. SULZMAN et al. (1981) konnten beim Totenkopfäffchen sowohl eine Synchronisation der circadianen Periodik der KT, der Nahrungsaufnahme und der renalen K^+-Ausscheidung im 22-Stunden-Tag, als auch der KT und des Freßrhythmus im 28-Stunden-Tag feststellen. Im letzteren Fall trat allerdings eine interne Desynchronisation durch Abspalten des Rhythmus der K^+-Exkretion auf. Das deutet darauf hin, daß diese physiologische Funktion einen schmaleren Mitnahmebereich hat, und damit wahrscheinlich auch über einen anderen endogenen Schrittmacher gesteuert wird. Daß sich bei Aotus und Saimiri der KT-Rhythmus unter den jeweils gegebenen Bedingungen nicht vom Aktivitätsrhythmus abkoppeln läßt, könnte mit der geringen Masse dieser Tiere zusammenhängen. Bei kleinen Tieren wirkt sich die (Muskel)-Aktivität weit stärker und unmittelbarer auf das Temperaturniveau aus als bei großen. Dadurch könnte es dann auch zu einer stärker aktivitätsbedingten Beeinflußung des KT-Rhythmus im Sinne einer Maskierung kommen und so das Bild synchronisierter Rhythmen entstehen.

Alle untersuchten Affen ließen sich durch die dargebotenen 24-stündigen Beleuchtungszyklen mit Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnissen von 22:2 h bis zu 2:22 h voll synchronisieren. Zunehmende Verkürzung und Verlängerung der Dunkelzeit hatte dabei trotz der jeweils zentralsymmetrischen Lage zum LD 12:12 eine größer werdende negative Phasenwinkeldifferenz der Aktivitätszeit zum Zeitgeber zur Folge. Das zeigt, daß sich die Zeitgeberwirkung 24-stündiger LD-Zyklen mit zunehmender Abweichung des Lichtzeit-:Dunkelzeit Verhältnis von 1:1 verringert. Dem entspricht auch, daß sich die über 24 h gelegene circadiane Periodik der Tiere bei nur halbstündiger Photoperiode so synchronisiert, daß das Ende der Aktivitätszeit auf den Beginn der kurzen Lichtzeit fällt. DAAN und PITTENDRIGH 1976) weisen bei der Diskussion ihres Phasenresponse-Modells darauf hin, daß ein solches Synchronisationsverhalten bei Organismen, die eine Spontanperiode von über 24 h haben und bei deren PRC der advance-Teil überwiegt, generell zu erwarten ist.

Beim lichtaktiven Totenkopfäffchen, dessen circadianes System einen ähnlich breiten Mitnahmebereich zu haben scheint wie das der Nachtaffen, läßt sich der Trink-Rhythmus durch 24-stündige Beleuchtungszyklen mit 21 - 23 h Lichtzeit schon nicht mehr synchronisieren, während auf der anderen Seite nur eine Sekunde Licht von 600 Lux pro 24 Stunden voll synchronisationswirksam sein soll (SULZMAN et al. 1982). Eine ähnliche, wenngleich nicht so extrem unterschiedliche Reaktion der circadianen Periodik auf Licht- und Dunkelpulse scheint auch bei Aotus vorzuliegen. Bei ihm läßt sich der freilaufende endogene Rhythmus im LL von 10^{-1} Lux zwar zum Teil noch durch 5 Minuten Licht von 200 Lux synchronisieren, nicht jedoch durch eine 30-minütige Phase physiologischer Dunkelheit.

Der Einfluß des Niveaus des Zeitgeberzyklus auf den Synchronisationsmechanismus bei Aotus (Abb. 19 + 20) entspricht nicht den Erwartungen des Synchronisationsmodells

von ENRIGHT (1980). Die von der Hemmwirkung der geringen Beleuchtungsstärke (10^{-3} Lux) unabhängige Verlagerung der Aktivitätszeit aller Tiere in die Dunkelphase des LD zeigt deutlich, daß Aotus trivirgatus als echte dunkelaktive Art zu betrachten ist. Auch dieses Synchronisationsverhalten läßt sich nach dem Phasenresponse-Modell von PITTENDRIGH und DAAN (1976 b) erklären. Nicht Proportional-Effekte, d.h. die absoluten Beleuchtungsstärken in der D- und in der L-Phase, sondern die Differential-Effekte, d.h. die Übergänge von hell nach dunkel und umgekehrt scheinen der entscheidende Faktor für die Synchronisation zu sein. Je nachdem, auf welche Phase des endogenen Rhythmus die jeweiligen L/D und D/L-Übergänge der Zeitgeberperiodik fallen, kommt es so lange zu einer Verlagerung des endogenen Rhythmus, bis die tägliche Netto-Verschiebung aus der delay- und der advance-Reaktion der biologischen Schwingung gerade der Differenz zwischen der Spontanperiode und der Zeitgeberperiode entspricht. Das wird bei Aotus offenbar erst dann erreicht, wenn die Aktivitätsphase in die Dunkelzeit fällt. Bei der Aktivitätshemmung während der D-Phase durch die geringe Beleuchtungsstärke spielt bei den sich primär optisch orientierenden Nachtaffen sicher auch die Verschlechterung der Orientierungsfähigkeit eine Rolle. Aus der Tatsache, daß die Tiere ihre Aktivität trotzdem auf die D-Phase des LD-Zyklus synchronisieren, läßt sich ableiten, daß der phasensteuernde Zeitgeber-Effekt des Lichtes über dessen gleichzeitige rhythmusmaskierende Direktwirkung auf das motorische System dominiert.

Unter natürlichen Beleuchtungsbedingungen kommt es bei Aotus trivirgatus zu lunarperiodischen Änderungen der Phasenlage des Aktivitätsbeginns und -endes (ERKERT 1976 a). Der dabei beobachteten Verlagerung eines Teils der täglichen Aktivität in die frühe und späte Abend- und Morgendämmerung entspricht die Verschiebung größerer Aktivitätsanteile in die letzten und ersten Stunden der Lichtzeit des LD 12:12 von 10^{-1}:10^{-3} Lux. Ob diese Änderung der gezeigten Phasen-

lage lediglich auf einer positiven Maskierung der betreffenden Phasen des circadianen Aktivitätsrhythmus durch die optimale Beleuchtungsstärke beruht, oder aber Ausdruck eines veränderten Kopplungsgrades zweier (oder mehrerer) Oszillatoren ist, läßt sich an Hand der vorliegenden Ergebnisse nicht eindeutig entscheiden. Unterschiedliche Resynchronisationszeiten von Aktivitätsanfang und -ende weisen jedoch auf eine Steuerung der circadianen Aktivitätsperiodik durch verschiedene circadiane Schrittmacher hin.

Nach Phasenverschiebung des LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux) um $\Delta\Phi$ = + 8 h, bzw. - 8 h betrug die Resynchronisationsrate der Nachtaffen im Durchschnitt rund 96 Min. bzw. 120 Min/Tag. Dieses Ergebnis zeigt, daß die generalisierende Aussage von ASCHOFF (1978), daß die Resynchronisationsraten nachtaktiver Arten nur halb so groß sind wie die lichtaktiver Arten (x = 57 Min./Tag gegenüber 102 Min./Tag) für Aotus trivirgatus nicht gilt. Auch die von KRACHT (1979) bei einigen neotropischen Fledermausarten nachgewiesenen hohen Resynchronisationsraten lassen vermuten, daß hier doch kein grundsätzlicher Unterschied zwischen licht- und dunkelaktiven Arten besteht.

Die unterschiedlichen Reaktionen des Freßverhaltens der drei Versuchsgruppen nach der Phasenverschiebung um $\Delta\Phi$ = + 8 h könnten als ein Hinweis darauf gewertet werden, daß der Freßrhythmus bei Aotus nicht unmittelbar an den Aktivitätsrhythmus gekoppelt ist. Dies würde auch der Annahme von SULZMAN et al. (1978) entsprechen, daß der Freßrhythmus von Saimiri sciureus über ein anderes Schrittmachersystem gesteuert wird als die Aktivitätsperiodik. Nicht auszuschließen ist im vorliegenden Fall jedoch auch eine Erklärungsmöglichkeit, die von individuellen Unterschieden in der Art der zeitlichen Konditionierung des Freßverhaltens ausgeht. Im einen Fall (AoG 2, Abb. 22) könnte eine Konditionierung der Hauptfreßphase auf den exogenen Faktor "Beginn der Dunkelzeit" und bei den anderen beiden Gruppen eine stärkere Koppelung an eine endogene Komponente erfolgt sein.

Das Resychronisationverhalten der Nachtaffen im LD 8:16 h bestätigt die These, daß diese Zeitgeberform eine geringere Stärke aufweist als der LD 12:12. Die unterschiedlichen Resynchronisationzeiten nach der delay-Verschiebung dürften dabei altersbedingt sein. Bei AoG 1 handelte es sich um 10-jährige, bei AoG 2 um ca. 3-jährige Tiere. Die Ursachen für die langen Resynchronisationzeiten nach der Verlagerung des LD 8:16 h um + 8 h sind vermutlich sowohl in der über 24 Stunden gelegenen Spontanperiode, als auch in der bei diesem Lichtzeit-:Dunkelzeit-Verhältnis gegenüber dem LD 12:12 veränderten Phasenresponse auf die beiden Beleuchtungswechsel zu suchen. Auch daß der Asymmetrie-Effekt beim LD 8:16 h größer ist als beim LD 12:12 dürfte damit zusammenhängen.

Zusammenfassend läßt sich aus den Befunden der vorliegenden Arbeit ableiten, daß sich das circadiane System der einzigen dunkelaktiven Simiae-Gattung grundsätzlich gleich verhält, wie das der anderen dunkelaktiven Säugetierarten. Das durch eine mäßige Variabilität der Spontanperiodenlänge, keinen allzu großen Mitnahmebereich und relativ kurze Resynchronisationzeiten gekennzeichnete Verhalten der freilaufenden und synchronisierten Aktivitätsperiodik deutet auf einen mittleren Plastizitätsgrad des circadianen Systems von Aotus trivirgatus hin. Spezifisch adaptive Elemente sind dabei nicht zu erkennen. Als besonderes Kennzeichen des Mechanismus der Steuerung der Aktivitätsperiodik von Aotus ist deshalb eigentlich nur der besonders stark ausgeprägte rhythmusmaskierende Einfluß der Beleuchtungsstärke auf die Aktivitätsentwicklung zu werten.

5. ZUSAMMENFASSUNG

Neotropische Nachtaffen der Gattung Aotus sind die einzigen dunkelaktiven Simiae. Durch Ermittlung der Charakteristika der circadianen Aktivitätsperiodik sollte geprüft werden, ob sich ihr circadianes Timing-System wie das anderer dunkelaktiver Säuger verhält, oder eher als eine modifizierte Form des Systems lichtaktiver Primaten anzusehen ist. Als Beurteilungskriterien dienten die Variabilität der Spontanperiode, das Synchronisations- und Resynchronisationsverhalten, die Breite des Mitnahmebereichs und die Phasenresponse des freilaufenden endogenen Rhythmus auf Störlichtpulse.

Aktivität und Kerntemperatur von Aotus trivirgatus haben im LD 12:12 (10^2:10^{-1} Lux) einen bimodalen Verlauf mit einem gegen Ende der Dunkelzeit gelegenen Hauptmaximum. Die Freßaktivität erreicht ihr Maximum dagegen schon zu Beginn der Dunkelzeit. Unter konstanten LL-Bedingungen zeigen alle drei Parameter einen freilaufenden endogenen Rhythmus, dessen Periodenlänge immer über 24 Stunden liegt. Die Spontanperiode des Aktivitätsrhythmus variiert sowohl in Abhängigkeit von der Beleuchtungsstärke als auch von der Versuchsdauer (after-effects) zwischen 24,3 und 26,2 h. Der endogene Rhythmus läßt sich durch 24-stündige LD-Zyklen von 10^2:10^{-1} Lux mit Lichtzeit-:Dunkelzeit-Relationen von 22:2 h bis 0,5:23,5 h synchronisieren. Die Grenze der Synchronisierbarkeit wird erst bei einer Lichtzeitdauer von 5 Minuten erreicht. Der Mitnahmebereich durch LD-Zyklen mit gleich langen Licht- und Dunkelzeiten erstreckt sich von 20/22 bis 26/30 h. Nach Phasenverschiebung des LD-Zeitgebers um $\Delta\,\Phi$ = + 8 h, bzw. - 8 h benötigt die Aktivitätsperiodik von Aotus bei einem LD 12:12 im Durchschnitt 5, bzw. 3 Tage. Bei einem LD 8:16 h verlängern sich die durchschnittlichen Resynchronisationszeiten auf 11 bzw. 5 Tage.

Auch im LD 12:12 mit der für die Aktivitätsentwicklung optimalen Helligkeit von 10^{-1} Lux während der L-Zeit und einer suboptimalen Beleuchtungsstärke von 10^{-3} lux in der D-Zeit wird die Aktivitätsphase auf die Dunkelzeit synchronisiert, wobei starke Maskierungseffekte durch die aktivitätshemmende Wirkung der geringen D-Beleuchtungsstärke auftreten. Ein derartiges Synchronisationsverhalten widerspricht den Voraussagen eines Oszillator-Modells von ENRIGHT (1980) und unterstützt das Phasenresponse-Modell der Synchronisation circadianer Rhythmen durch differentielle Lichtwirkungen (PITTENDRIGH und DAAN 1976 c). In Übereinstimmung damit reagiert der im LL von 10^{-1} Lux freilaufende circadiane Aktivitätsrhythmus auf kurze Störlichtpulse mit deutlichen Phasenverschiebungen. Die Phasenresponse-Kurve mit "delay-shifts" während der ersten und "advance-shifts" während der zweiten Hälfte der Aktivitätszeit hat den gleichen Verlauf wie bei allen anderen bisher untersuchten dunkelaktiven Arten.

Die bei den Nachtaffen ermittelten Charakteristika der circadianen Aktivitätsperiodik zeigen, daß das zugrundeliegende endogene Timing-System dieser Art die für dunkelaktive Säuger typischen Reaktionseigenschaften besitzt. Aotus trivirgatus erweist sich damit auch unter chronobiologischem Aspekt als eine echt dunkelaktive Primatenspezies. Dieses spricht eher für eine Ableitung aus dunkelaktiven (prosimischen) Vorfahren.

8. LITERATURVERZEICHNIS

ASCHOFF, J. (1957): Aktivitätsmuster der Tagesperiodik.
Naturwissenschaften 44.Jhg, Heft 13, 361 -367.

ASCHOFF, J. (1960): Exogenous and Endogenous Components in Circadian Rhythms.
Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 11-28.

ASCHOFF, J. (1964): Die Tagesperiodik licht- und dunkelaktiver Tiere.
Rev. Suisse Zool. 71, 528-558.

ASCHOFF, J. (1965): Circadian Rhythms in Man.
Science 148, 1427-1432.

ASCHOFF, J. (1978): Circadian Rhythms within and outside their Ranges of Entrainment.
Environmental Endocrinology (eds. I. Assenmacher, D.S. Farner). Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New-York, 172-181.

ASCHOFF, J. (1979): Circadian Rhythms: Influences of Internal and External Factors on the Period Measured in Constant Conditions.
Z. Tierphsychol. 49, 225-249

ASCHOFF, J., H. POHL (1978): Phase-Relations between an Circadian Rhythm and its Zeitgeber within the Range of Entrainment.
Naturwissenschaften 65, 80-84.

ASCHOFF, J., E. PÖPPEL, R. WEVER (1969): Circadiane Periodik des Menschen unter dem Einfluß von Licht-Dunkel-Wechseln unterschiedlicher Periode.
Pflügers Arch. 306, 58-70.

ASCHOFF, J., K. HOFFMANN, H. POHL, R. WEVER (1975): Re-Entrainment of Circadian Rhythms after Phase-shifts of the Zeitgeber.
Chronobiologia 2, 23-78.

BABA, M.L., L.L. DARGA, M. GOODMAN (1982): Recent Advances in Molecular Evolution of the Primates.
Advanced Views in Primate Biology, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New-York, 6-27.

BOULOS, Z., B. RUSAK (1982): Circadian Phase Response Curves for Dark Pulses in the Hamster.
J. Comp. Physiol. 146, 411-417.

BOULOS, Z., M. TERMAN (1979): Splitting of the Circadian Rhythms in the Rat.
J. Com. Physiol. 134, 75-83.

CARPENTER, G.A., S. GROSSBERG (1985): A Neural Theory of Circadian Rhythms: Split Rhythms, After-Effects and Motivational Interaktions.
J. theoret. Biol. 113, 163-223.

DE BOER, L.E.M. (1982): Karyological Problems in Breeding Owl Monkeys.
Int. Zoo Yearbook 22,119-124.

DAAN, S., C. BERDE (1978): Two Coupled Oscillators: Simulations of the Circadian Pacemaker in Mammalian Activity Rhythms.
J. theoret. Biol. 70, 297-313.

DAAN, S., PITTENDRIGH C.S. (1976): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. II. The Variability of Phase Response Curves.
J. Comp. Physiol. 106, 253- 266.

DIXON, A.F., D. FLEMING (1981): Parental Behavior and Infant Developement in Owl Monkeys (Aotus trivirgatus griseimembra).
J. Zool. London 194, 25-39.

DÖRRSCHEIDT, G.J., L. BECK (1975): Advanced Methods for Evaluating Charakteristic Parameters (τ, α, ϑ) of Circadian Rhythms.
J. Math. Biol. 2, 107-121.

ENRIGHT,J.T. (1980): The Timing of Sleep and Wakefulness.
Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-New-York, 236 ff.

ERKERT, H.G. (1974): Der Einfluß des Mondlichtes auf die Aktivitätsperiodik nachtaktiver Säugetiere.
Oecologia, Berlin 14, 269-287

ERKERT, H.G. (1976 a): Beleuchtungsabhängiges Aktivitätsoptimum bei Nachtaffen (Aotus trivirgatus).
Folia primatol. 25, 186-192.

ERKERT, H.G. (1976 b): Der Einfluß der Schwingungsbreite von Licht-Dunkel-Zyklen auf Phasenlage und Resynchronisation der circadianen Aktivitätsperiodik dunkelaktiver Tiere.
J. interdiscipl. Cycle. Res. 7 (1), 71-91.

ERKERT, H.G. (1982): Ecological Aspects of Bats Activity Rhythms.
Ecology of Bats. Ed. by T.H. Kunz, Plenum Press, New-York, London.

ERKERT, H.G., A. THIEMANN (1983): Dark Switch in the Entrainment of Circadian Aktivity Rhythms in Night Monkeys, Aotus trivirgatus Humboldt.
Comp. Biochem. Physiol. Vol. 74 A. No. 2, 307-310.

ERKERT, H.G., B. NAGEL, I. STEPHANI (1986): Light and Social Effekts on the Free-running Circadian Activity Rhythm in Common Marmorsets (Callithrix jacchus; Primates): Social Masking, Pseudo-Splitting and Relative Coordination.
Behav. Ecol. Sociobiol.: im Druck.

FARRER, D.N., J.W. TERNES (1969): Illumination Intensity and behavioral Circadian Rhythms.
Bibl. Primat., No. 9, Karger, Basel-New-York, 1-7.

FRAHM, H., H. STEPHAN, M. STEPHAN (1982): Comparison of Brain structure volumes in Insectivora and Primates.
I. Noecortex
J. Hirnforsch. 23, 375-389.

FULLER, C.A., F.M. SULZMAN, M.C. MOORE-EDE (1979): Circadian Control of Thermoregulation in the Squirrel Monkey, Saimiri sciureus.
Am. J. Physiol. 236 (3), 153-161.

GANDER, P.H., M.C. MOORE-EDE (1983): Light-Dark Masking of Circadian Temperature and Activity rhythms in Squirrel Monkeys.
Am. J. Physiol. 243, 927-934.

GEORGIEV, J. (1978): Influence of Environmental Conditions and Handling on the Temperature Rhythm of the Rat.
Biotelemetriy and Patient. Monitg. 5, 229-234.

GWINNER, E. (1974): Testosterone induces "splitting" of Circadian Lokomotor Activity in Birds.
Science 185, 72-74.

HALBERG, F. (1959): Physiologic 24-hour Periodicity: General and Procedural Considerations with References to the Adrenal Cycle.
Z. f. Vitamin-Hormon- u. Fermentf. 10, 225-296.

HAMASAKI, D.I. (1967): An Anatomical and Elektrophysiological Study of the Retina of the Owl Monkey, Aotus trivirgatus.
J. Comp. Neur. 130, 163-174.

HAWKING, F., M.C. LOBBAN (1970): Circadian Rhythms in Macaca Monkeys (Physical Activity, Temperature, Urine and Microfilarial Levels).
J. interdiscipl. Cycle Res., Vol. 1, No. 3, 267-290.

HERSHKOVITZ, P. (1983): Two New Species of Night Monkeys, Genus Aotus (Cebidae, Platyrrhini): A preliminary Report on Aotus Taxonomy.
Am. J. Primatol. 4, 209-243.

HILL, W.C. (1960): Primates IV, Cebidae Part A.
Edinburgh, University Press.

HOBAN, T.M., SULZMAN F.M. (1985): Light effects on circadian timing system of a diurnal primate, the squirrel monkey.
Am. J. Physiol. 249, 274-280.

HOBAN, T.M., A.H. LEVINE, R.B. SHANE, F. SULZMAN (1985): Circadian rhythms of drinking and body temperature of the owl monkey (Aotus trivirgatus).
Physiol. & Behavior, Vol. 34, 513-518.

HOFFMANN, K. (1969): Zum Einfluß der Zeitgeberstärke auf die Phasenlage der synchronisierten circadianen Periodik.
Z. vergl. Physiol. 62, 93-110.

HOFFMANN,K. (1970): Circadiane Periodik bei Tupajas (Tupaja glis) in konstanten Bedingungen.
Zoo. Anz. Suppl. 33, 171-177.

HOFFMANN, K. (1971): Splitting of the Circadian Rhythm as Function of Light Intensity.
Biochronometry (ed. M. Menaker), Washington D.C: National Academy of Science, 134-145.

JACOBS, G. (1977): Visual Capacities of the Owl Monkey (Aotus trivirgatus). I. u. II.
Vision. Res. Vol. 17, Pergamon Press, 811-820.

KLEINKNECHT, S. (1986): Ausprägung und Synchronisationsverhalten des Circadianen Systems nachtaktiver Marsupialia-Arten (Petaurus breviceos, Phalangeridae; Dasyuroides byrnei, Dasyuridae; Monodelphis domestica, Didelphidae). Dissertation, Tübingen.

KRACHT,S. (1979): Anpassung circadianer Systeme - Vergleichende Untersuchungen an neotropischen Fledermäusen - Dissertation, Tübingen.

LE MAHO, Y., M. GOFFART, A. ROCHAS, H. FELBABEL, J. CHATONNET (1981): Thermoregulation in the only nocturnal simian: The Night Monkey Aotus trivirgatus.
Am. J. Physiol. 240, 156-165.

LOHMANN, M. (1966): Der durch circadiane Frequenzänderung entstehende Fehler bei der Bestimmung von Phasenverschiebungen.
Experimentia 22, 340-342.

MA, N.S.F. (1983): Comparative gene mapping of the owl monkey, Aotus with Karyotypes V (2n = 46) and VI (2n = 49,50). Cytogentic. Cell. Genet. 35, 117-123.

MARTINEZ, J. (1972): Effect of selected Illumination Levels on Circadian Periodicity in the Rhesus Monkey.
J. interdiscipl. Cycle. Res. Vol. 3, No. 1, 47-59.

MOORE-EDE, M.C., F.M. SULZMAN, C.A. FULLER (1982): The Clocks That Time Us - Phsiology of the Circadian Timing System Harvard University Press, Cambridge and London.

MOYNIHAN, M. (1964): Some behavioral Patters of Platyrrhine Monkeys I. The Night Monkey (Aotus trivirgatus). Smithsonian miscellaneous Collections, Vol. 146, No. 5, Port City Press, Inc. Baltimore

MÜLLER, E.F. (1983): Wärme- und Energiehaushalt bei Halbaffen (Prosimiae).
Bonn. zoo. Beitr. 34, Heft 1 - 3, 29-71.

NAPIER, J.R., P.H. NAPIER (1967): A Handbook of living Primates. Academic. Press, London.

PICKARD, G.E., F.W. TUREK (1982): Splitting of Circadian Rhythms of Activity is abolished by unilateral Lesions of the Supra-chiamatic Nuclei.
Science 215, 1119-1121.

PITTENDRIGH, C.S. (1960): Circadian Rhythms an the Circadian Organisation of living Systems.
Cold. Spr. Harb. Symp. quant. Biol. 25, 159-184.

PITTENDRIGH, C.S.(1965): On the Mechanism of the Entrainment of a Circadian Rhythm by Light Cycles.
In: Circadian Clocks, North-Holland, Publ. Comp., Amsterdam, 277-297.

PITTENDRIGH, C.S. (1974): Circadian Oscillations in Cells and the Organisation of Multucellular Systems.
In: Neurosciences: Third Study Programm (eds. F.O. Schmitt, F.G. Worden), Cambridge, Mass., London, MIT-Press,437-458.

PITTENDRIGH, C.S., S. DAAN (1976 a): A Funktional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. I. The Stability and Lability of Spontaneous Frequency.
J. Comp. Physiol. 106, 223- 252.

PITTENDRIGH, C.S., S. DAAN (1976 b): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers in Nocturnal Rodents. IV. Entrainment: Pacemaker as Clock.
J. Comp. Physiol. 106, 291-331.

PITTENDRIGH, C.S., S.DAAN (1976 c): A Functional Analysis of Circadian Pacemakers of Nocturnal Rodents. V. Pacemaker Strukture: A Clock for all Seasons.
J. Comp. Physiol. 106, 333- 355.

POHL, H. (1972): Die Aktivitätsperiodik von zwei tagaktiven Nagern, Funambulus palmarum und Eutamias sibiricus unter Dauerlichtbedingungen.
J. Comp. Physiol. 78, 60-74.

POHL, H. (1978): Comparative Aspects of Circadian Rhythms in Homeotherms. Re-entrainment after Phase-shifts of the Zeitgeber.
Int. J. Chronobiol. Vol. 5, 493-517.

RATHBUN, G.B., M. GACHE, M. (1980): Ecological survey of the Night Monkey, Aotus trivirgatus, in Formosa Province, Argentinia.
Primates, 21 (2), 211-219.

RHOLES, F.H. (1971): Social Entrainment of the Feeding Behavior in Monkeys.
Folia Primat. 15, 58-64

RUSAK, B. (1977): The Role of the Suprachiamatic Nuclei in the Generation of Circadian Rhythms in the Golden Hamster, Mesocricetus auratus.
J. comp. Physiol. 118, 145-164.

STEPHAN, H., H.D. FRAHM, G. BARON (1984): Comparison of Brain Structure Volumes in Insectivora and Primates. IV. Non-cortical visual structures.
J. Hirnforsch. 25, 4, 385-403.

SUBBARAJ, R., M.K. CHANDRASHEKARAN (1978): Pulses of Darkness shift the Phase of a Circadian Rhythm in an insectivorous Bat.
J. comp. Physiol. 127, 239-243.

SULZMAN, F.M., C.A. FULLER, M.C. MOORE-EDE (1977): Spontaneous internal desynchronisation of circadian rhythm in the squirrel monkey.
Comp. Biochem. Physiol. (A) 58, 63-67.

SULZMAN F.M., C.A. FULLER, L.G. HILES, M.C. MOORE-EDE (1978): Circadian Rhythm dissociation in an environment with conflicting temporal information.
Am. J. Physiol. 235, 175-180.

SULZMAN, F.M., C.A. FULLER, M.C. MOORE-EDE (1979): Tonic effects of light on the circadian system of the squirrel monkey.
J. Comp. Physiol. 129, 43-50

SULZMAN, F.M., C.A. FULLER, M.C. MOORE-EDE (1981): Effects of phasic and tonic light imputs on the circadian organisation of the squirrel monkey.
Photochem. Photobiol. 34, 249-256.

SULZMAN, F.M., C.A. FULLER, M.C. MOORE-EDE (1982): Circadian Entrainment of the Squirrel Monkey by Extreme Photoperiods: Interactions between the phasic and tonic Effects of Light.
Physiology & Behavior, Vol. 29, 637-641.

THENIUS, E. (1979): Die Evolution der Säugetiere. Eine Übersicht über Ergebnisse und Probleme.
Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, New-York, UTB 865.

TOKURA H., J. ASCHOFF (1978): Circadian Activity rhythms in the pig-tailed Macaque, Macaca nemestrina, under constant Illumination.
Pflügers Arch. 376, 241-243.

TOKURA, H., J. ASCHOFF (1979): Circadian Rhythms of Lokomotor Activity in the Squirrel Monkey, Saimiri sciureus, under Conditions of self-controlled light-dark Cycles. Japanese Journal of Physiology, 29, 151-157.

TOKURA, H., N. HIRAI (1980): Circadian Lokomotor Rhythms of the Night Monkey (Aotus trivirgatus) under constant Light Conditions.
Folia primatol. 33, 15-19.

WEVER, R. (1966): The Duration of Re-entrainment of Circadian Rhythms after Phase-shifts of the Zeitgeber.
J. Theoret. Biol. 13, 187-201.

WEVER, R. (1975): The Circadian Multi-Oscillator System of Man.
Int. J. Chronobiol. 3, 19-55.

WEVER, R. (1979): The Circadian System of Man. Results of experiments under Temporal Isolation.
Springer-Verlag, New-York.

WEVER, R. (1985): Internal Interactions within the Human Circadian System: The Masking Effekt.
Experimentia 41, 332-342.

WEXLER, D.B. , M.C. MOORE-EDE (1985): Circadian Sleep-Wake Cycle Organisation in Squirrel Monkeys.
Am. J. Physiol. 248, 353-362.

WHITTOW, G.C., D.L. GUERNSEY, W.K. MORISHIGE (1979): Thyroid Activity in a Hypometabolic Primate, the Owl Monkey (Aotus trivirgatus).
Archives Internationales de Physiologie et de Biochemie 87, 963-967.

WOLLNIK, F. (1985): Sex Differences in Daily Pattern of Lokomotor Activity in Laboratory Rats.
Naturwissenschaften 72, 158-161.

WRIGHT, P. (1978): Home Range, Acitivity Pattern, and Agonistic Encounters of a Group of Night Monkeys (Aotus trivirgatus) in Peru.
Folia primatol. 29, 43-55.

Lebenslauf:

Name	:	Angelika Elisabeth Thiemann-Jäger geb. Thiemann
Geburtstag	:	08.04.1954
Geburtsort	:	München
Eltern	:	Dipl. Ing Horst Thiemann und Elisabeth Thiemann, geb. Peters
Geschwister	:	Rainer, Regina, Annette
Familienstand	:	verheiratet mit Oswald Jäger, Kinder: Jens und Jörg
Schulausbildung	:	1960 - 1964 Volksschule Gräfelfing 1964 - 1973 Kurt-Huber Gymnasium Gräfelfing 1973 Abitur
Studium	:	1974 - 1986 Universität Tübingen: Biologie und Chemie
Prüfungen	:	1976 Vordiplom Biologie 1978 1. Staatsexamen Chemie 1979 1. Staatsexamen Biologie
Staatsexamensarbeit	:	"Circadiane Periodik nichtmenschlicher Primaten und ihre Resynchronisation nach Phasenverschiebung des Zeitgebers am Beispiel von Aotus trivirgatus (Humboldt, 1811)
Referendariat für das Lehramt an Gymnasien	:	Sept. 1982 - Juli 1984 Studienseminar Tübingen 10.7.1984 2. Staatsexamen in Biologie und Chemie
Promotion	:	Charakteristika der circadianen Aktivitätsperiodik von Nachtaffen (Aotus trivirgatus, HUMBOLDT 1811) vom WS 1980/81 bis SS 1986 am Lehrbereich Zoophysiologie der Universität Tübingen unter Anleitung von Prof. Dr. H.G. Erkert.

Meine akademischen Lehrer waren:

D. Ammermann, R. Apfelbach, C.F. Bardele, E. Bayer, F.-W. Bentrup, W.-U. Berthold, E. Bünning, D. Bunke, K. Drumm, W. Engels, H.G. Erkert, H.D Frey, J. Gelinek, F. Gönnenwein, K.G. Grell, B. Haas, K.-P. Hadeler, W. Harder, V.-J. Höltje, S. Kemmler-Sack, E. Kulzer, E. Lindner, W.E. Mayer, H. Meier, K. Meier-Brook, H. Metzner, G. Mickoleit, F.P. Möhres, I. Moser, H. Netzel, F. Oberwinkler, W. Rähle, W. Rüdorff, K. Schmidt-König, B. Schwemmle, H. Stegmann, J. Strähle, H. Straub, P. Wenk, S. Winkler, A. Wörz, W. Zeil, R. Ziehlke, W. Zimmermann.

Nach dem Abschluß dieser Arbeit möchte ich mich besonders bedanken bei:

- Prof. Dr. H.-G. Erkert für die hilfreiche Betreuung während des experimentellen Teils und die Geduld während der Fertigstellung der Arbeit, sowie für die Möglichkeit, Geräte der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu benutzen,
- meiner Familie für die Zeit, die sie mir zur Durchführung dieser Arbeit gewährt hat,
- und nicht zuletzt allen Nachtaffen für die gute "Mitarbeit" während der Experimente.

Druck: Zeeb-Druck, Tübingen 7 (Hagelloch)